ZUR KENNTNIS

DES

FEINEREN BAUES DER NERVENZELLEN

BEI

WIRBELLOSEN.

INAUGURAL-SCHRIFT

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

EINER

HOHEN NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER

EBERHARD-KARLS-UNIVERSITÄT TÜBINGEN

VORGELEGT VON

MAX PFLÜCKE

AUS PENIG (KÖNIGREICH SACHSEN).

MIT EINER LITHOGRAPHISCHEN TAFEL.

LEIPZIG

WILHELM ENGELMANN

1895.

Von der Fakultät angenommen am 31. Juli 1895.

(Separat-Abdruck aus: »Zeitschrift für wissensch. Zoologie«. Bd. LX. 3. Heft.)

Vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Tübingen auf Anregung des Herrn Prof. Dr. Eimer ausgeführt.

Es ist mir daher eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Eimer auch an dieser Stelle für den mir jederzeit gewordenen wohlwollenden Rath und für die gütige Überlassung der vorzüglichen mikroskopischen Hilfsmittel meinen wärmsten Dank zum Ausdruck zu bringen.

Dessgleichen sei mir gestattet, Herrn Privatdocent Dr. Hesse und Herrn Assistent Dr. Fickert für die mir freundlichst gewährte Unterstützung bestens zu danken.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552309_0036

Bei den Untersuchungen, deren Ergebnisse ich im Folgenden vorlegen will, war ich bemüht, neben einer vergleichenden Betrachtung des Baues der Nervenzellen bei einigen Wirbellosen namentlich auch zur Beantwortung der so oft und scharf besprochenen Grundfrage, ob und welche gegenseitigen Beziehungen zwischen den Strukturtheilen des Zellplasmas und des Kernes in der Nervenzelle bestehen, einige Beiträge zu liefern. Die lebhafte Theilnahme, welche von Seiten namhafter Forscher mit dem ersten Bekanntwerden einer faserigen Struktur der Nervenelemente jener Frage entgegengebracht wurde, beleuchtet klar genug die hohe Bedeutung derselben für die Morphologie und Physiologie der Nervenzelle. Wenn indessen die letzten Jahrzehnte auf diesem Gebiete nur eine recht geringe Anzahl von Arbeiten zu Tage förderten, ja in neuester Zeit überhaupt keine Veröffentlichung in dieser Richtung bekannt wurde, so dürfte die Schuld daran wohl besonders zwei Umständen beizumessen sein. Zunächst ließ die entschiedene, verneinende Stellungnahme der Mehrzahl der Forscher gegen einen ununterbrochenen Zusammenhang bezw. Übergang von Kern- und Plasmagerüst der Zelle auch im Allgemeinen, die ganze Sache als abgeschlossen erscheinen, was natürlich wenig zu einer Neubearbeitung des Themas aufmuntern konnte. Dann waren es aber vor Allem zwei neue Untersuchungsmethoden von einschneidender Bedeutung für die Kenntnis vom feineren Bau des Nervensystems, welche die Aufmerksamkeit der Fachkreise voll und ganz auf sich lenkten und viele Forscher auf ein weit dankbareres Gebiet der Neurologie hinüberriefen. Ich meine die Ehrlich'sche Lebendfärbung mit Methylenblau und das Golgi'sche Verfahren der Silberimprägnation.

Eine Wiederaufnahme der Untersuchungen zur Klärung der vor-

erwähnten Frage wird desshalb gerechtfertigt erscheinen, zumal es neuerdings zwei Forschern [Reinke (63) an verschiedenen ruhenden oder in der Mitose befindlichen Zellen, Rawitz (62) an ruhenden Zellen des Salamanderhodens] vollkommen unabhängig von einander geglückt ist, durch geeignete Vorbehandlung und Färbung der Präparate an Zellen nicht nur einen Zusammenhang des Kern- und Plasmagerüstes, sondern auch die Gleichwerthigkeit der Linin- und Plasmafaser festzustellen. Warum sollte nicht auch Ähnliches in der Nervenzelle bestehen?

Die Eintheilung des Stoffes bei der vorliegenden Arbeit war also einfach: Es ergaben sich, dem Aufbau der Nervenzelle und der gegenseitigen Beziehung ihrer Bestandtheile zu einander entsprechend, drei große, natürliche Abschnitte, nämlich 1) Aufbau der Zellsubstanz, 2) Aufbau des Kernes, 3) gegenseitiges Verhalten von Zellsubstanz und Kern zu einander. Ein erneutes Eingehen auf die Struktur des Ganglienzellplasmas erwies sich, trotz der stattlichen Litteratur hierüber, schon um desswillen als geboten, als die Ansichten der Forscher in diesem Punkt derart von einander abweichen und sich widersprechen, dass eine zusammenfassende Darstellung des betreffenden Gegenstandes von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zur Zeit noch unmöglich ist. Zudem lockten Nissl's überaus befriedigende Ergebnisse an Nervenzellen höherer Vertebraten, vermittels vervollkommneter Härtungs- und Färbemethoden gewonnen, auch zu Versuchen an Zellen von Wirbellosen.

Doch auch der Nervenzellkern verlangte ein eingehenderes Studium; denn sollten Beziehungen zwischen seinem Gerüstwerke und demjenigen des Plasmas ermittelt werden, so musste erst eine tiefe Einsichtnahme in den Aufbau seiner Theile vorausgehen. Außerdem zeigte sich aber bei Durchsicht der einschlägigen Litteratur nur zu deutlich, dass dem Kerne bei der Untersuchung im Vergleiche zum Nervenzellplasma bisher eine recht stiefmütterliche Behandlung zu Theil geworden ist.

Zum Schlusse sei mir noch kurz eine Erklärung der Beweggründe gestattet, welche mich veranlassten, das Material zu meinen Untersuchungen lediglich dem niederen Thierreich zu entnehmen. Zunächst konnte ich betreffs Menge und Frische der Objekte bei der Auswahl niemals in Verlegenheit gerathen. Weiterhin war es mir aber auch von Werth, überlebende Nervenzellen unter das Mikroskop zu bekommen, eine Forderung, welche bei Wirbellosen viel leichter erfüllt werden kann.

Zur Untersuchung bediente ich mich der drei bekannten und allgemein verbreiteten Methoden, nämlich: I. der Untersuchung des Ganglions in toto unter Zusatz aufhellender Mittel, II. der Isolationsmethode, III. der Schnittmethode.

Das erste Verfahren kam nur bei der vitalen Färbung der Zellen durch Methylenblau in Anwendung, da ich nach Versuchen, die gefärbten Nervenzellen aus dem Ganglion mit Hilfe der Nadeln zu isoliren, bei Weitem ungünstigere Resultate erhielt, als wenn ich die einzelnen Zellen in natürlichem Zusammenhang mit den anderen nervösen Elementen ließ. Zur Aufhellung der Präparate benutzte ich verdünntes Glycerin mit oder ohne Zusatz von pikrinsaurem Ammoniak. Bemerken möchte ich noch, dass es mir nur beim Flusskrebs gelang, im Leben gute Färbungen der Nervenzellen zu erzielen, bei den anderen Wirbellosen, so bei Würmern und Schnecken, versagte die Methode. Bei diesen Thieren half ich mir mit der von Dogiel und Biedermann vorgeschlagenen Abänderung des Ehrlich'schen Verfahrens, indem ich ganz frische, womöglich überlebende isolirte Nervenzellen oder auch die dem eben getödteten Thiere entnommenen Ganglien in toto auf dem Objektträger direkt der Wirkung einer stark verdünnten Lösung von Methylenblau aussetzte.

Einer der Hauptübelstände bei der Lebendfärbung mit Methylenblau ist die Vergänglichkeit der Farbe an den Präparaten. Diesem hat Bethe (6) in allerneuester Zeit durch ein überaus glücklich erdachtes Verfahren abgeholfen, vermittels dessen es möglich ist, Schnittpräparate herzustellen, in welchen der Farbstoff dauernd fixirt ist. Leider fiel mir der Bethe'sche Aufsatz viel zu spät in die Hände, als dass ich seine Fixirungsmethode auch für meine Zwecke hätte verwerthen können.

Weit ausgiebigeren Gebrauch machte ich von den beiden anderen Methoden. Die Untersuchung der Nervenzellen im frischen Zustande schickte ich allem Anderen voraus. Als Zusatzflüssigkeit diente hierbei meistens die Körperlymphe des betreffenden Thieres oder physiologische Kochsalzlösung. Nun erst schritt ich zur mikroskopischen Bearbeitung des mit Reagentien behandelten Materials. Ich benutzte besonders: 1) Alkohol in der von Ranvier als $^1/_3$, von Solbrig als $^1/_6$ und von Rawitz als $^1/_4$ angegebenen Form; dann 2) Osmiumsäure in verschiedener Koncentration von 0,05 aufsteigend bis 1%, allein für sich oder in Mischung mit Essig- und Chromsäure, 3) ferner Chromsäure und deren Salze (namentlich Kalium bichromicum) in entsprechend starken Verdünnungen von 0,005—0,1%, endlich 4) stark verdünnte Pikrin- und Salpetersäurelösung. Die Wirkungsweise aller dieser Reagentien ist eine viel zu bekannte, als dass ich sie an dieser Stelle nochmals zu erörtern brauchte. Etwaige Besonderheiten, die mir im Laufe der Untersuchungen bezüglich der Wirkung einzelner aufgestoßen, werde ich am entsprechenden Orte gebührendermaßen hervorheben. Schnittmethode: Als Fixativ verwandte ich mit Vorliebe Sublimat in koncentrirter Lösung (nach der R. Heidenhain'schen Vorschrift in 0,5%iger Kochsalzlösung). Ich kann dem Urtheile R. Heidenhain's über die Güte und Brauchbarkeit dieses Mittels mit voller Überzeugung beipflichten und möchte nur noch hinzufügen, dass gerade bei den Nervenzellen die unterschiedliche Wirkungsweise der einzelnen fixirenden Reagentien auf Kern und Plasma recht schroff zur Erscheinung gelangt, und dass uns auch hier im Sublimat ein Reagens in die Hand gegeben ist, welches Kern- und Plasmastruktur in gleicher, vorzüglicher und naturgetreuer Weise zur Fixirung bringt. Von anderen Fixativen wählte ich noch die Chromosmiumessigsäuremischung (Flemming) namentlich für die Kernstruktur, und den 96%igen Alkohol (Nissl) für die Plasmastruktur. Auch die Kleinenberg'sche Pikrinschwefelsäure leistete mir recht gute Dienste. Die Einbettung erfolgte vorwiegend in Paraffin. Von sämmtlichen Farbstoffen, die ich durchprobirte, lieferten die schönsten Ergebnisse zunächst das Methylenblau nach der Nissl'schen Angabe, weiterhin Fuchsin, Safranin, die Ehrlich-Biondi'sche Mischung und endlich noch das Hämatoxylin, als Alaunhäma-

toxylin (Böhmer) oder in Form der Eisenlackfärbung von R. Heidenhain. Schließlich will ich nicht vergessen zu erwähnen, dass ich auch von der Metallimprägnation (Vergoldungsmethode) Gebrauch machte, indessen ohne großen Erfolg.

I. Das Protoplasma der Nervenzelle.

1) Geschichtlicher Überblick. Mit dem Folgenden kann ich keineswegs beabsichtigen, eine in jeder Hinsicht vollkommene und ausführliche Zusammenstellung der bisherigen Anschauungen über die Struktur des Nervenzellplasmas zu liefern. Es dürfte dies kaum dem Zwecke dieser Arbeit entsprechen, dieselbe vielmehr mit Hinblick auf die ausgedehnte Litteratur über fraglichen Gegenstand viel zu umfangreich gestalten. Andererseits ist diesem Bedürfnis, wenigstens so weit die ältere Litteratur in Betracht kommt, schon längst in umfassender Weise Rechnung getragen worden. Behufs genauerer Orientirung verweise ich desshalb auf die Abhandlungen von Solbrig (71), Hermann (42), Vignal (75), Nansen (55) und Flemming (25). Die an erster Stelle genannten vier Forscher ziehen im Wesentlichen nur die Arbeiten über die Nervenzellen bei Wirbellosen in den Bereich ihrer kritisch-historischen Erörterungen, Flemming hingegen nur die über Spinal- und sympathischen Ganglienzellen. Endlich giebt F. Quervain (60) in seinem Aufsatze: »Über die Veränderung des Centralnervensystems bei experimenteller Cachexia thyreopriva der Thiere« kurze geschichtliche Notizen zur Strukturlehre der Gehirn- und Rückenmarkszellen.

Anknüpfend nun an die obenerwähnten Arbeiten brauchte ich mich in meinen Angaben somit nur auf die neueste Litteratur zu beschränken. Im Interesse eines leichten und raschen Überblickes über das Ganze, erscheint es jedoch vortheilhaft, noch einmal in großen Zügen die Ergebnisse der älteren Forschungen zusammenzufassen.

Bekanntlich ist es das Verdienst Ehrenberg's (14) zuerst auf die Nervenzellen hingewiesen zu haben. Doch kannte er den Zusammenhang derselben mit Nervenfasern noch nicht. Diesen sicher und einwandsfrei festzustellen, blieb Remak (64), Helmholtz (41) und Hannover (38) vorbehalten. Die damaligen Ansichten über den Nervenzellkörper sind im Großen und Ganzen ziemlich übereinstimmend. Während nun Anfangs die Zellsubstanz bezüglich ihres Aggregatzustandes als eine etwas zähe Flüssigkeit angesehen wurde (Hannover, Axmann etc.), entschied man sich später allgemein für eine festweiche Beschaffenheit derselben. Hinsichtlich ihrer morphologischen Eigenschaften fand man sie zusammengesetzt aus einer homogenen, hellen, zuweilen leicht gelblichen Grundmasse und aus gröberen oder feineren, von jener eingeschlossenen Körnchen.

Die im Jahre 1844 von Remak (65) veröffentlichten werthvollen Entdeckungen einer komplicirten Struktur des Ganglienzellleibes brachten einen völligen Umschwung der Anschauungen. Remak gelang es nämlich, vorerst an den Zellen des Flusskrebses, später aber auch an den großen Rückenmarkszellen der Rochen, eine feine koncentrisch um den Kern angeordnete Streifung des Plasmas zu beobachten, welche sich bis in den Fortsatz erstreckte, hier jedoch einen parallel zur Längsachse desselben gerichteten Verlauf annehmend. Noch in demselben Jahre beschrieb auch Will (79) an den Nervenzellen von Helix pomatia ein gleiches Verhalten der Zellsubstanz. Das allgemeine Interesse, welches dieser Fund auf Seiten der Histologen erweckte, musste selbstredend Veranlassung zu zahlreichen Nachuntersuchungen werden.

Stilling (12), einer der Ersten, die sich mit jener Frage befassten, glaubte die Remak'sche Lehre in so fern zu erweitern, als er in besagten Streifen feinste sog.

Elementarröhrchen erblickte. Doch vermochte die Stilling'sche Röhrchentheorie den zahlreichen Angriffen nicht lange Stand zu halten. Weit mehr Anklang verschaffte sich dagegen eine andere Vorstellung über die Natur jener Streifen, welche von der Mehrzahl der Anhänger Remak's, insbesondere aber von Frommann (30—32) und M. Schultze (70) vertreten wird. Nach dieser entsprechen die Streifen nervösen, in einer körnigen Grundsubstanz eingelagerten Fibrillen.

An den Ganglienzellen von Wirbellosen wurde die fibrilläre Struktur des Zellleibes namentlich von Walter (78), Leydig (52), Dietl (12) und H. Schultze (69) bestätigt. Letzterer kommt auf Grund ausgedehnter Studien an den Nervenelementen einiger Gastropoden (Helix, Arion), mehrerer Lamellibranchiaten (Unio, Anodonta, Mytilus), sowie verschiedener Anneliden (Hirudo, Lumbricus) zu etwa folgendem Ergebnis. Bei allen erwähnten Objekten lässt sich sowohl an Zellen, als an Fasern, an frischen, wie konservirten Präparaten als letzte Struktureinheit des Nervensystems die Primitivfibrille nachweisen. In frischen Zellen ist die fibrilläre Struktur des öftern verwischt, eine Erscheinung, die ihre Erklärung einzig und allein in ungünstigen Lichtbrechungsverhältnissen findet. Letztere werden bedingt durch die Gegenwart einer die Fibrillen umgebenden Zwischensubstanz, die im Leben zähflüssig und homogen ist, auf Zusatz von Reagentien aber zu den sog. interfibrillären Körnern gerinnt. Nach Schultze's Darstellung erscheinen die Fibrillen als feine, überall glatte Linien in der bekannten koncentrischen bezw. längsstreifigen Anordnung.

Auch bei den Medusen, wo zum ersten Mal in der Thierreihe ein gesondertes, selbständiges Nervensystem auftritt, konnte Eimer (21) in schöner Weise die Zusammensetzung der Nervenzellsubstanz oder, wie der Verfasser passender vorschlägt, des Neuroplasmas aus leitenden Fibrillen bestätigen. Neben Ganglienzellen, die sich vor gewöhnlichen Bindegewebszellen nur durch die Verbindung mit einem Nervenfädchen auszeichnen, fand er auch unter dem Epithel des Schirmrandes in der Nähe der Sinnesorgane solche von bedeutender Größe, wechselnder Form und typischer Streifung im Inneren. Der nicht faserig differenzirte Theil des Zellleibes war körnig.

Interessant sind die Beobachtungen, welche Freud (29) an den Nervenzellen des Flusskrebses in überlebendem Zustande machte. Unter schwacher Vergrößerung erscheint das Plasma eigenartig matt, »wie chagrinirt«. Erst bei Benutzung stärkerer Systeme gelangen innerhalb einer homogenen Grundsubstanz feinere Strukturen in Form einzelner kleiner Bogenstücke bezw. Plasmastränge zur Ansicht. Indem diese Plasmastränge durch Queranastomosen in gegenseitige Verbindung treten, kommt es zur Bildung eines innig zusammenhängenden Netzwerkes, dessen langgestreckte Maschen sich koncentrisch um den Kern gruppiren. Gegen den Zellfortsatz hin ist das Netzwerk offen; hier gehen die Plasmastränge unter allmählicher Verringerung ihres Breitendurchmessers unmittelbar in isolirte Fibrillen über. Letztere treten als feine, scharfgezeichnete Linien hervor. Die Plasmastränge dagegen sind stärker, rauh, an den Rändern verschwommen und an verschiedenen Stellen ungleich breit.

Böhmig (7) beschreibt das Protoplasma der Ganglienzellen bei einigen pulmonaten Schnecken an frischen Präparaten als nahezu homogen; erst bei schärferer Einstellung, besonders aber nach Zusatz von Reagentien, vermag er im Zellleibe abwechselnd hellere und dunklere koncentrische Schichten zu unterscheiden. In den helleren Schichten rufen Reagentien eine feinkörnige Trübung hervor. Die dunkleren Zonen deutet er, wenn ich ihn recht verstehe, als Züge von Fibrillen, obschon

ihm eine Auflösung in solche nicht gelungen ist. Auch der Zellfortsatz zeigt fibrilläre Struktur.

Endlich wies noch Vignal (75) an den meisten der von ihm untersuchten Nervenzellen (Crustaceen, Lamellibranchiaten, Gastropoden, Hirudineen, Oligochäten) namentlich bei Anwendung der Osmiumsäure in Form der interstitiellen Injektion oder des Dampfes eine fibrilläre Zeichnung des Zellleibes nach. In der Regel durchsetzen die Fibrillen als Rindenschicht nur die Oberfläche des Zellkörpers, die centrale Masse bleibt frei und stellt sich entweder als ganz homogen (Mollusken) oder als fein granulirt (Hirudineen) heraus. Der Kern liegt meist zwischen diesen beiden Schichten. Bei Lumbricus ist Vignal geneigt, die je nach Koncentration des einwirkenden Reagens bald als Granulationen bald als Streifen auftretenden Strukturen als Kunstprodukte aufzufassen.

So viel über die Anhänger der von Remak begründeten Fibrillentheorie in der ersten Periode der einschlägigen Litteratur. Auf gegnerischer Seite treten hauptsächlich die Namen Arndt (2 u. 3), Key und Retzius (44), Waldeyer (77), Buchholtz (8), Solbrig (71) und Hermann (42) hervor.

Nach Arndt's vergleichend-histologischen Studien an Gehirn- und Rückenmarkszellen, sowie Spinal- und sympathischen Zellen verschiedener Vertebraten besteht die Zellsubstanz im Wesentlichen aus sog. Elementarkügelchen. Da es rein unmöglich ist, die Ergebnisse seiner Forschungen in der von mir bestrebten Kürze wiederzugeben, so verweise ich zur genaueren Orientirung hierüber auf die Originalarbeit. Key und Retzius (74) lassen den Zellleib zusammengesetzt sein aus einer homogenen Grundsubstanz, in welcher stärker lichtbrechende, runde oder ovale Körnchen, häufig zu Reihen angeordnet, eingebettet sind. Auch Waldeyer (77) und Buchholtz (8) können eine fibrilläre Struktur nicht nachweisen. Solbrig (71) fasst dieselbe als Kunstprodukt auf, indem durch Wirkung der Reagentien auf der Zelloberfläche Einziehungen und Erhabenheiten entstehen, die dem Beschauer Streifen oder Fibrillen vortäuschen. Hermann (42) bezeichnet die Zellsubstanz der Nervenzellen beim Blutegel als körnig-fibrillär, den Fortsatz findet er vollkommen strukturlos.

Krieger (47) äußert sich nicht direkt gegen eine fibrilläre Struktur. Das Protoplasma frischer Nervenzellen — seine Untersuchungen beschränken sich nur auf solche von Astacus fluviatilis — stellt sich ihm als feinkörnig, sonst aber als völlig homogen dar. Die betreffende Granulirung tritt nach Einwirkung von Chromsäure schärfer heraus. Doch erst Präparate, welche mit stärkeren Säurelösungen (Pikrin-, Chrom- oder Osmiumsäure) behandelt wurden, zeigen die streifige Struktur. Zu ähnlichen Resultaten kommt auch Young (80).

Mit den Arbeiten Flemming's (25, 26) und Leydig's (53, 54) treten wir in eine neue Periode der Lehre von der Nervenzellstruktur. Dieselbe ist eng verknüpft mit jenen großartigen Erfolgen, welche auf dem gesammten Gebiete der Cellularhistologie Dank der Verbesserung unserer optischen Hilfsmittel gewonnen wurden.

Wie bei den verschiedensten anderen Zellarten, so konnte Flemming (25) auch bei den Nervenzellen, speciell bei den Spinalzellen die ganze Masse des Plasmas in zwei Hauptsubstanzen trennen: Eine festere sog. Filarmasse und eine homogene flüssige oder festweiche Zwischensubstanz (Interfilarmasse). An frischen Zupf- oder Schnittpräparaten gelingt diese Trennung des Plasmakörpers vorläufig noch nicht. Die anscheinend gleichmäßige, matte Granulirung desselben ist so dicht, dass auch unter Benutzung stärkster Systeme eine Entscheidung darüber, ob Körner oder Fäden vorliegen, nicht getroffen werden kann. Erst nach Chromsäurefixirung, Alkoholhärtung und Färbung der Schnitte mit Hämatoxylin erscheinen

innerhalb der homogenen, leicht mitgefärbten Zwischensubstanz, in gleichen Abständen von einander entfernt, feine Fädchen, die vielfache Windungen und Knickungen beschreiben und von Strecke zu Strecke dickere Knötchen oder Körnchen von unregelmäßiger Gestalt und rauher Begrenzung tragen. Die Fragen, ob jene Gebilde Verdickungen der Fäden oder diesen aufgelagerte und von ihnen verschiedene Substanzportionen sind oder endlich, ob dieselben nur lokale, engere Windungen bezw. Aufknäuelungen der Fäden darstellen, lässt der Verfasser offen. Eben so vermag er keinen sicheren Aufschluss über das fernere Verhalten der Fädchen zu geben. Sind sie nur Theilstücke eines einzigen in vielfachen Windungen durch die Zellsubstanz ziehenden Fadens oder sind sie streng von einander isolirte Fädchen oder endlich gewundene Bälkchen eines Netzwerkes? Körner und Fäden, namentlich erstere, färben sich gleich dem Kernchromatin, nur schwächer und in anderer Nuance. Mit dem Kerne gehen die Fäden keine Verbindung ein.

Fast gleichzeitig mit Flemming nahm Leydig (53, 54), angeregt durch die Einwände Solbrig's gegen eine präformirte koncentrische Streifung der Ganglienzellen und im Anschluss an zahlreiche, eingehende Zell- und Gewebsstudien, seine Untersuchungen wieder auf, Anfangs nur an Nervenzellen von Limax- und Arion-Arten, später auch an solchen von Aulastomum, Astacus, Dyticus und von verschiedenen Wirbelthieren. Die Resultate seiner Untersuchungen lassen sich etwa in folgenden Hauptpunkten zusammenfassen: Das Protoplasma der Ganglienzellen zeigt wie dasjenige aller anderen Zellen einen deutlich schwammigen Bau. In den Maschenräumen des festeren, protoplasmatischen Schwammwerkes, welches er Spongioplasma nennt, befindet sich eine homogene, flüssige bezw. halbflüssige Substanz, das Hyaloplasma. Das Spongioplasma besteht aus feinsten, netzartig verbundenen Faserbälkchen, deren Knotenpunkte zu stärkeren, spindeligen Körperchen angeschwollen sind und einen für die Nervenzellen charakteristischen, koncentrischen Verlauf einhalten. Sie sind es, die jene Strichelung hervorrufen und bei schwacher Vergrößerung zu scharf gezeichneten Linien von überall gleichem Durchmesser verschwimmen. Das Spongioplasma setzt sich durch den Fortsatz hindurch in die Nervenfaser fort, immer noch den schwammigen Charakter beibehaltend, nur mit dem Unterschied, dass jetzt die spindelig verdickten Knotenpunkte des Netzes eine der Längsachse parallele Anordnung annehmen. Zur Aufnahme des Kernes wird im Inneren des Zellkörpers vom protoplasmatischen Flechtwerk ein Hohlraum abgesteckt, durch welchen hindurch sich vom Plasma aus ein Netz feinster Fäserchen zum Kern erstreckt, mit dem Gerüstwerk des letzteren anscheinend nach Durchsetzung der durchlöcherten Kernmembran in Verbindung tretend. Weiterhin stellen auch Ausläufer des Spongioplasmas zwischen den Ganglienzellen und den »Matrixzellen« des umgebenden Gewebes einen ununterbrochenen Zusammenhang her. So beobachtete Leydig diese Verbindung bei Spinalzellen, von deren Spongioplasma aus feine Fädchen hinübertraten zu dem noch nicht differenzirten, die Kerne der neurilemmatischen Scheide umgebenden Plasma; ferner soll ein derartiger Zusammenhang zwischen den Nervenzellen der grauen Substanz und dem Neurogliagerüst bestehen. Auf Grund all dieser Beobachtungen wird Leydig nun zu der Annahme gedrängt, dass als eigentliche, nervöse Substanz das Hyaloplasma zu betrachten ist, während dem Spongioplasma nur die Funktion eines Stütz- und Hüllgerüstes zukommt.

Zu ähnlichen Ergebnissen kommen auch Rohde (67, 68) und Nansen (55).

Rohde (68) unterscheidet bei Hirudineen am Nervenzellplasma ebenfalls Spongio- und Hyaloplasma: ersteres besteht aus einem wirren Flechtwerk bald

gröberer, bald feinerer Fibrillen, die für Farbstoffe sehr empfänglich sind und auf Schnitten als Körnchen oder kurze Fäserchen erscheinen. Das Hyaloplasma ist homogen, schwer oder gar nicht färbbar und die eigentlich leitende oder erregbare Substanz. Auch Rohde sah aus dem Faserwerk des einhüllenden, neurilemmatischen Stützgewebes — nach ihm Subcuticularfasergewebe — feinste Reiserchen in das Spongioplasma der Ganglienzelle treten und daselbst mit den nervösen Fibrillen verschmelzen.

Nansen (55) bringt die alte Stilling'sche Lehre, freilich in abgeänderter Form und im Lichte Leydig'scher Vorstellungen wieder zur Geltung. Nach ihm — er untersuchte verschiedene Wirbellose, von Vertebraten: Amphioxus und Myxine — bildet das innerhalb der Nervenzell- und Achsencylindersubstanz netzförmig vertheilte Spongioplasma die Wände feinster Röhrchen, sog. Elementarprimitivröhrchen, während das flüssige Hyaloplasma als eigentliche nervöse Substanz, den Hohlraum dieser Röhrchen erfüllt. Dazu kommt noch eine dritte, nicht näher zu bestimmende Substanz, welche mit gewissen Reagentien, wie Osmiumsäure etc. eine Dunkelfärbung des Plasma bewirkt.

Über die Arbeiten von Rawitz (61) und Haller (35—37) nur ganz kurze Bemerkungen. Zunächst Rawitz (61). Nach seinem Befunde an Nervenzellen von Muscheln besteht der Zellleib aus zwei Theilen; aus einer festeren netzförmig angeordneten Substanz und aus einer zähen ölartigen, tropfenbildenden, in den Maschen der ersteren suspendirten Zwischenmasse. Rawitz neigt sich mehr zu der Ansicht, welche die flüssige Substanz als den Träger der nervösen Funktionen auffasst.

Eigenartig sind die Anschauungen Haller's (35) über die Plasmastruktur der Nervenzellen. Letztere ist, auch bei Zellen derselben Art und derselben anatomischen Stelle, durchaus nicht beständig, sondern einem physiologischen Wechsel unterworfen. Das Protoplasma — Haller scheidet wie Kupffer die Zellsubstanz in Proto- und Paraplasma — besteht nämlich aus kurzen Fädchen, welche innerhalb der Zwischensubstanz (Paraplasma) je nach dem Funktionszustande der Zelle bald ganz unregelmäßig zerstreut, bald in höchst charakteristischer Weise angeordnet sind. So erscheint bei gleichmäßiger Vertheilung der Fädchen im Zellkörper derselbe feiner oder gröber granulirt; reihen sich die einzelnen Fädchen oder auch Fädchenbündel hinter einander zu längeren Fäden bezüglich zu den nervösen Fibrillen auf, so entstehen koncentrisch gestreifte Zellformen; endlich können sich die Fädchen auch zu einem Netzwerk zusammenfügen und dem Plasma einen retikulirten Charakter verleihen.

Eine von der Haller'schen wesentlich abweichende Deutung der nervösen Fibrille giebt in neuester Zeit Altmann (1), entsprechend der von ihm aufgestellten Granulatheorie, nach welcher der Zellkörper im weiteren Sinne aufzufassen ist als ein Vielfaches von Körnchen oder Granulis. Diese Granula sind die letzten Einheiten des organisirten Stoffes und die Träger und Vermittler der Lebensvorgänge in der Zelle, also Elementarorganismen. Doch sind sie außerhalb des Verbandes der Zelle nicht lebensfähig. Die jene Körnchen einbettende Zwischensubstanz (Intergranularmasse) zeigt eine noch feinere Zusammensetzung aus lebenden Granulis und bildet die Matrix für die gröberen Granula. Erst die noch zwischen den feinsten Körnchen übrig bleibende Substanz ist strukturlos und todt. Innerhalb des Zellkörpers sind die Granula bald gleichmäßig vertheilt, bald zu Fäden an einander gereiht. Altmann unterscheidet zwei Arten von Fäden, echte oder animale, zu welchen die Nerven- und Muskelfibrillen gehören, und vegetative, welche ganz

verschiedenen Zellgattungen zukommen. Im Gegensatze zu letzteren, welche im Zusammenhang mit der Zellthätigkeit verschwinden und sich wieder bilden können, bleiben die animalen Fäden das ganze Zellleben hindurch formbeständig.

Bütschli (9) nimmt eine netzförmige, alveoläre Beschaffenheit der Nervenzellsubstanz an. Dieses Plasmanetz entspricht einem Wabenwerke, indem die Begrenzungslinien der einzelnen ziemlich regelmäßig gebauten und koncentrisch um den Kern gruppirten Maschen die optischen Durchschnitte von Wabenwänden darstellen. Auf diese seine Theorie wurde Bütschli durch die Betrachtung mikroskopischer Schäume geführt; denn ein Ölseifenschaumtropfen bietet im mikroskopischen Bilde dasselbe netzförmige Aussehen, wie das lebende Plasma. Die schaumige bezüglich wabige Struktur ist nun eine allgemeine Eigenschaft des Protoplasmas; die Ganglienzellen sind daher vor den übrigen einzig und allein gekennzeichnet durch die Streckung und koncentrische Anordnungsweise der Maschen, ferner durch den Zellfortsatz, in welchem die Maschen parallel zur Längsrichtung eingestellt sind.

Eine Gruppe für sich bilden die Untersuchungen von Kronthal (48) und Dogiel (13). Anlass zu denselben gab die von P. Ehrlich (15) in der Mitte der achtziger Jahre entdeckte eigene Reaktion der lebenden Nervensubstanz auf Methylenblau. Die ersten Forscher, welche die neue Methode auf ihre Gebrauchsfähigkeit hin prüften und größtentheils die Ehrlich'schen Befunde bestätigen und erweitern konnten, hatten die feinere Anatomie der Nervenzelle zunächst nicht im Auge. Erst Kronthal (48) arbeitete in diesem Sinne. Da es ihm indessen niemals gelang am lebenden Thiere befriedigende Resultate zu erzielen, modificirte er das Ehrlich'sche Verfahren in so fern, als er kleine, dem frisch getödteten Thiere entnommene Theilchen der grauen Rückenmarkssubstanz direkt mit Methylenblau behandelte. Nach Entfernen des überschüssigen Farbstoffes wurden die Präparate zur Trockne der Luft ausgesetzt und schließlich in Kanadabalsam eingebettet. Das Zellplasma, eben so die Protoplasmafortsätze boten deutlich eine fibrilläre Zeichnung dar, der Achsencylinderfortsatz hingegen erschien vollständig ungefärbt und strukturlos. Bei Präparaten, die erst längere Zeit nach dem Tode dem Kadaver entnommen wurden, waren die Fibrillen zu spindelförmigen bezw. rundlichen Körpern zerfallen.

Weit einwandsfreier, als diese höchst eingreifende Behandlungsweise, ist das von Dogiel (13) eingeschlagene Verfahren. Dogiel lässt stark verdünnte Methylenblaulösung auf die überlebende Nervensubstanz einwirken und fixirt dann die Farbe mit einer Mischung von Ammoniumpikrat- und Osmiumsäurelösung. Als vorzügliches Objekt hierzu erwies sich die Retina der Wirbelthiere. In den so erhaltenen Präparaten tritt klar und deutlich der Aufbau der Nervenzellen aus feinen isolirten Fibrillen hervor, ganz nach dem Schultze'schen Typus. Da sich die nervösen Fibrillen durch ihre intensive Färbung scharf von der nur schwach tingirten Grundsubstanz abheben, konnte Verlauf und Vertheilung derselben im Zellkörper und den Fortsätzen gut verfolgt werden. Mit dem Kerne stehen die einzelnen Fibrillen in keinem Zusammenhang, vielmehr durchkreuzen und durchflechten sich dieselben im Zellleib derart, dass ein Theil der Fasern aus einem Protoplasmafortsatz in den anderen, ein anderer Theil aus den Protoplasmafortsätzen in den Achsencylinder übertritt. Die Nervenzellen erscheinen demnach gewissermaßen als ein kernhaltiges Geflecht nervöser Fibrillen, als eine Zwischen- bezw. Auswechselstation im Verlaufe verschiedener Leitungsbahnen.

Eine eigene Gestaltung scheint die Lehre vom Bau der Nervenzellen nach den neuesten Untersuchungen Nissl's (56—59) zu gewinnen. Bisher stimmte man allge-

mein in der Ansicht überein, dass die den verschiedensten Stellen des Nervensystems entnommenen Ganglienzellen bezüglich ihres feineren Baues, wesentlich immer die gleichen Strukturverhältnisse darböten. Dieser Annahme stellt sich Nissl aufs entschiedenste entgegen. Auf Grund der von ihm festgestellten Thatsachen glaubt er unbedingt folgern zu müssen, dass jeder anatomisch und physiologisch begrenzten Nervenzellart auch eine gewisse Besonderheit der Struktur zukomme. Demnach zerfallen die Nervenzellen in eine Reihe morphologisch wohl von einander unterscheidbarer Formen, denen auch Zellkerne von bestimmtem, substantiellem Verhalten entsprechen. Nissl's Angaben beziehen sich nur auf die verschiedenen Nervenzellgattungen der höheren Vertebraten, insbesondere der Säuger und des Menschen. Seinen Untersuchungen legt er ein eigenes Härtungs- und Färbeverfahren zu Grunde. Zur Fixirung und Härtung verwendet er ausschließlich 96%igen Alkohol, zur Färbung wässerige Lösungen basischer Aniline, namentlich gern Magentaroth und Methylenblau.

An derartig behandelten Präparaten treten die einzelnen Struktureigenthümlichkeiten ungemein deutlich und schön hervor. Zunächst besteht der Zellleib aus zwei gut durch die Farbe von einander geschiedenen Substanzen; einer vollständig ungefärbten, häufig Pigmentkörner enthaltenden Zwischen- oder besser Grundsubstanz und einem färbbaren geformten Bestandtheil. Der letztere zeigt wiederum eine Reihe von Formen. Nissl beschreibt drei Grundformen: 1) Körnchen, 2) Fäden und 3) Körperchen d. h. größere »Substanzportionen« von entweder typischer (Spindeln, Kegel etc.) oder von ganz mannigfacher und unregelmäßiger Gestalt, häufig dann mit strahlenförmigen Fortsätzen versehen. Die genannten Körperchen können an sich homogen sein, dann aber wieder in ihrem Inneren ungefärbte Stellen (Vacuolen?) enthalten und so auf eine weitergehende Zusammensetzung hinweisen.

Die Anordnung der färbbaren Elemente innerhalb des Zellleibes ist bei den einzelnen Nervenzellen je nach Funktion und anatomischer Lage eine verschiedene, entweder eine parallelstreifige oder netzartige oder endlich eine »Kombinationsform« beider. Nach diesem unterscheidet Nissl vier Hauptstrukturtypen. 1) Grobkörnig streifiger Typus, 2) grobkörnig netzförmiger Typus, 3) Typus der spinalen, 4) Typus der Purkinje'schen Zellen. In jeder der vier genannten Gruppen lassen sich wieder mit Rücksicht auf die Menge der gefärbten Substanz drei besondere Zellformen abgrenzen: helle, dunkle und chromophile (überfärbte) Zellen. Im letzteren Falle ist die Zwischensubstanz auf ein Minimum reducirt und die Zelle desshalb ganz dunkel und gleichmäßig gefärbt. Der Achsencylinder zeigt sich im Gegensatz zu den Protoplasmafortsätzen, welche in ihrem Verhalten dem Zellleib gleichen, wenig oder gar nicht gefärbt, strukturlos.

Nach Quervain (60) werden die chromophilen Spindeln, so bezeichnet er die färbbare Substanz, durch Anhäufungen feiner Körnchen gebildet und entsprechen dem zufolge wohl den Lagerstätten der Schultze'schen interfibrillären Körner. Die eigentliche fibrilläre Struktur müsse dagegen in der ungefärbten oder doch nur schwach gefärbten Zwischensubstanz gesucht werden, obschon ein Beweis hierfür vorläufig noch nicht beizubringen sei.

v. Lenhossék (50) kann der Quervain'schen Auffassung über die Zusammensetzung der chromophilen Spindeln nicht in ihrem ganzen Umfange beipflichten. Wohl findet auch er das Innere einzelner Schollen eigenthümlich ungleichartig gefärbt, zuweilen selbst wie mit Vacuolen durchsetzt, die Ränder der Schollen weniger scharf gezeichnet und hin und wieder in Körnchen aufgelöst. Durchgängig

treten diese Erscheinungen jedoch nicht zu Gesicht. Vielmehr erweisen sich die meisten der chromophilen Körperchen als völlig homogen und durchaus nicht als zusammengesetzte Bildungen. Für die Zwischenmasse nimmt Lenhossék ebenfalls eine feinere, allerdings an der Grenze des Sichtbaren stehende Struktur in Form eines Schaum- oder Wabenwerkes an.

2) Bau der Zellsubstanz. Für die Untersuchung der feineren Bauverhältnisse der Nervenzellsubstanz ist, wenigstens nach meinem Ermessen, das Nervensystem des Flusskrebses ein ganz besonders günstiges Objekt. Aus diesem Grund behandle ich vorzugsweise die Nervenzellen dieses Thieres. Erst im Anschlusse hieran und gewissermaßen nur vergleichsweise soll dann die Beschreibung der Nervenzellstruktur bei einigen anderen Vertretern aus der großen Reihe der Wirbellosen folgen. Schon im Voraus will ich jedoch betonen, dass, obwohl ein gemeinsamer Grundzug in dem morphologischen Aufbau der Zellsubstanz bei den verschiedenen untersuchten Formen nicht zu verkennen ist, sinnfällige Unterschiede genug bestehen, welche den einzelnen Zellarten ein gewisses eigenartiges Gepräge verleihen.

Untersuchung im frischen Zustand: Prüfen wir zunächst die Verhältnisse an den Nervenzellen im frischen Zustande und zwar beim Krebs. Am besten isoliren wir dieselben aus dem Schwanzganglion und bringen sie nach Zusatz indifferenter Flüssigkeiten (physiologische Kochsalzlösung, Leibesflüssigkeit) unter das Mikroskop. Bei mittelstarken Vergrößerungen zeigt dann das Protoplasma derselben ein mehr oder weniger stark gekörntes Aussehen. Eingebettet in einer eigenthümlich mattglänzenden, zähen, festweichen und anscheinend strukturlosen Grundmasse finden sich zahlreiche kleine, stark lichtbrechende Körperchen, welche in dichter Aneinanderlagerung jene Körnelung hervorrufen. Ganz im Gegensatz zu Freud bemerke ich diese Körperchen auch bei Anwendung stärkster Systeme, ohne dass ich aber über ihre eigentliche Gestalt und Größe zu einer bestimmten Vorstellung kommen kann. Dadurch nämlich, dass die Körperchen gegen ihre Peripherie hin in allmählicher Abstufung mehr und mehr an Lichtbrechungsvermögen einbüßen, werden ihre Umrisse undeutlicher und verschwimmen förmlich mit der Umgebung. Allerdings glaubte ich hin und wieder an ihnen bei recht scharfer Einstellung eine länglich runde Form wahrzunehmen, so besonders an der Übergangsstelle des Zellleibes in den Fortsatz, wo die Körperchen weniger dicht und nicht selten auch reihenweis hinter einander liegen.

Im Fortsatz selbst wird die Körnelung nach und nach spärlicher und geht schließlich in eine äußerst zarte, in ihren Kontouren kaum scharf hervortretende Längsstreifung über. Bemerken möchte ich hier,

dass in den Nervenfasern selbst diese Längsstreifung nicht mehr angedeutet, der Inhalt derselben vielmehr völlig homogen und wasserklar gefunden wird. Erst durch Einwirkung gewisser Reagentien können die Fibrillen sichtbar gemacht werden.

Zuweilen gelingt es auch bei Verwendung mittelstarker Vergrößerungen und Einstellung des Tubus auf die Zelloberfläche eine feine Streifung zu beobachten, welche vom Fortsatz aus in den Zellleib ausstrahlt, in ihren einzelnen Linien jedoch schwer gesondert zu verfolgen ist. Ohne Zweifel haben wir hier die schon von Remak gesehene Streifung der Zellsubstanz vor uns. Bei Benutzung stärkster Vergrößerungen verschwindet indessen die streifige Beschaffenheit des Zellplasmas und als letzte Struktureinheiten bleiben auch an der Zelloberfläche jene oben erwähnten Körperchen (Fig. 1). Was stellen nun diese vor? Sie mit den von Freud als Plasmastränge gedeuteten Bildungen zu identificiren, scheint mir keineswegs den thatsächlichen Verhältnissen zu entsprechen, indem Plasmatheilchen von der Größe dieser Körperchen wohl kaum Anspruch auf eine derartige Bezeichnung erheben können. Andererseits vermag ich auch nicht, wenigstens am frischen Präparate, irgend welche Querverbindungen, wie sie beispielsweise von Freud an seinen Plasmasträngen beschrieben werden, zwischen den einzelnen Elementen zu entdecken.

Eine weitere Frage ist die: Sind diese Körperchen überhaupt als präformirte Plasmabestandtheile zu betrachten, oder sind sie nur künstlich erzeugt, vielleicht durch Gerinnungen innerhalb des absterbenden Plasmas? Hierüber müssen uns Nervenzellen im überlebenden Zustande, d. h. solche dem noch lebenden Organismus entnommene, Aufschluss ertheilen. Und in der That können wir auch an solchen die bewussten Gebilde wiederfinden, nur dass sie hier noch etwas verwaschener und gegen die Umgebung weniger deutlich abgesetzt erscheinen.

Weiteres über die Natur der Körperchen, ob sie etwa freie Granula oder Fadenverdickungen oder endlich noch feiner zusammengesetzte Bildungen darstellen, erfahren wir indessen nicht mehr. Zu diesem Zwecke ist es rathsam, die Bestandtheile durch geeignete Mittel möglichst naturgetreu zu fixiren und durch eine Färbung hervorzuheben.

Zuvor aber noch einige andere Beobachtungen am frischen Protoplasma. Um den Kern finden sich die Körperchen in äußerst dichter und ziemlich gleichmäßiger Vertheilung. Die Kernmembran stellt sich für den ersten Blick als ziemlich scharf gezeichnete, allseitig geschlossene Kreislinie dar, ist also nicht doppelt kontourirt, wie vielfach angegeben wird. Bei längerer und schärferer Betrachtung gewahrt

man indessen, dass sie nicht überall von gleicher Dicke ist, sondern in ihrem Verlaufe von Strecke zu Strecke knötchenförmige Verstärkungen bald von rundlicher, bald von spindeliger Gestalt besitzt.

Von den Knötchen treten sowohl centralwärts, d. h. nach dem Kerninneren zu, besonders aber peripheriewärts in das Plasma hinein, ungemein dünne spitzenartige Ausläufer ab, die sich, wie das wenigstens bei den peripher gerichteten zu ermitteln ist, zu feinen Fädchen verlängern. Die letzteren werden namentlich dann deutlicher, wenn mit Nachlassen des Innendruckes im Kern, aus einer mir nicht ganz klaren Ursache, vielleicht beim Absterben der Zelle, die Kernmembran sich leicht von der Zellsubstanz abhebt, und dadurch ringsum oder nur stellenweise zwischen Kern und Protoplasma ein schmaler lichter Saum oder Hof sichtbar wird. Durch diesen Spaltraum hindurch finden wir dann die genannten Fädchen ausgespannt. Auf die eben geschilderte Erscheinung werde ich unten bei der Besprechung der Ganglienzellen von Schnecken noch einmal zurückkommen, hier möchte ich sie nur angedeutet wissen. Besondere Zelleinschlüsse, wie etwa Pigmentkörnchen, Fett- oder Myelinkügelchen und dergleichen, konnte ich bei den Nervenzellen des Krebses nicht feststellen.

Untersuchung konservirter und gefärbter Präparate: Betrachten wir nun die Verhältnisse an Schnittpräparaten. Zur Färbung derselben benutzte ich vornehmlich eine wässerige Methylenblaulösung in der von Nissl angegebenen Koncentration und unter Beimischung geringer Mengen venetianischer Seife. Die Nissl'sche Methode der Nervenzellfärbung auch bei Wirbellosen zu versuchen, schien mir um so gerathener, als jenes Verfahren bis jetzt, so viel mir bekannt, bei Arbeiten auf diesem Gebiete noch keine Berücksichtigung gefunden hat.

Um die Methode indessen für meine Zwecke verwerthen zu können, waren einige geringe Abänderungen in dem gewöhnlichen Gange derselben unerlässlich. Zunächst handelt es sich um die Frage der Einbettung. Nissl lehnt von vorn herein jede Einbettung der Untersuchungsobjekte ab, vielleicht von dem Gedanken geleitet, dass mit der Zahl der Behandlungsarten, welche das Präparat erfährt, auch die Zahl der Möglichkeiten wächst, hierbei Artefakte zu erhalten, vielleicht auch nur aus dem Grunde, die Einwirkung des absoluten Alkohols auf die Zellsubstanz ganz auszuschließen, was ja bei dem Einbettungsverfahren nicht durchführbar. Wohl habe ich versucht, ohne Einbettung zu arbeiten, indem ich die schnittfertigen Objekte direkt aus 96 %igem Alkohol in Hollundermark eingeklemmt oder vermittels Gummi arabicum auf Kork befestigt in das Mikrotom brachte. Allein mit Rücksicht

auf die Kleinheit der Organe, wie sie mir vorlagen, lässt sich auf diese Weise nicht viel anfangen. Selten gelingt es so, derartig feine Schnitte herzustellen, wie sie die Untersuchung der Zellstruktur unbedingt erfordert; lückenlose Schnittreihen sind überhaupt nicht möglich. Letztere zu erhalten, war mir aber von Belang, denn gerade durch Rekonstruktion des Ganzen aus den einzelnen Theilstücken, in welche der Zellkörper der Reihe nach durch das Messer zerlegt wird, gewinnt man erst eine klare Vorstellung vom Zusammenhang der Strukturelemente unter einander. Somit wurde ich nothwendigerweise zur Paraffineinbettung gedrängt. An Vergleichspräparaten konnte ich mich denn auch überzeugen, dass sich etwaige Artefakte bei nur einiger Vorsicht und Aufmerksamkeit recht wohl vermeiden lassen.

Der von Nissl für seine Färbung als Fixativ vorgeschlagene 96%ige Alkohol lässt sich auch bei den Nervenzellen der Evertebraten mit gutem Erfolge anwenden; indessen muss ich gestehen, dass Sublimat mit nachfolgender Alkoholhärtung dem erstgenannten Reagens in keiner Weise nachsteht, ja vor jenem vielleicht noch den Vorzug hat, dass es nebenbei auch zur Fixirung der Kernstruktur brauchbar ist.

Zur Fertigstellung für die Färbung werden nun die Schnitte mit Eiweißglycerin auf dem Deckglase befestigt, und nachdem das Paraffin geschmolzen, in Xylol gelöst und mit absolutem Alkohol abgespült, in 96%igen Alkohol gelegt. Vermittels einer Pipette bringt man dann einen Tropfen der Farbstofflösung auf die Objektseite des Deckglases und erwärmt dasselbe vorsichtig über offener Spiritusflamme, bis leichte Dämpfe aufsteigen. Nach dem Erkalten des Deckglases werden die Schnitte in Anilinöl-Alkohol (1 : 9) ausgewaschen und zuletzt in Kanadabalsam oder besser noch nach Nissl in Benzinkolophonium eingeschlossen.

Unter all den in Betracht kommenden Anilinfarbstofflösungen gebe ich dem Methylenblau namentlich desshalb den Vorzug, weil dasselbe, wenigstens nach meinen Beobachtungen, auch bei konservirten Präparaten eine große Affinität zu den Plasmatheilchen äußert. Das Kernchromatin dagegen berührt es nur wenig, wohl aber wieder die Nucleolen. Magentaroth [1] zeigt diese Neigung in weit geringerem Grade und haftet weniger fest. Über das von Hoyer in die Färbetechnik eingeführte, von Lenhossék zum ersten Male an den Nervenzellen einiger Säuger geprüfte Thionin habe ich in dieser Beziehung leider keine Erfahrung sammeln können, doch lässt die nahe chemische Verwandtschaft dieses Farbstoffes zum Methylenblau schon im Voraus auf günstige Resultate schließen.

Die Plasmastruktur der Nervenzellen vom Krebs gelangt nun in

[1] Syn.: Fuchsin, Rubin, Diamantfuchsin.

der Methylenblaufärbung folgendermaßen zur Ansicht. Übereinstimmend mit den Befunden Nissl's und Anderer an Ganglienzellen von Säugern können wir auch an denen des Krebses die ganze Masse des Plasmas in zwei wesentlich durch ihr Verhalten zum Farbstoff gekennzeichnete Substanzen scheiden, nämlich in eine stark färbbare, strukturgebende Substanz und in eine anscheinend homogene, kaum oder überhaupt nicht gefärbte Zwischenmasse. Die erstere wird dargestellt durch eine große Anzahl tiefblau gefärbter, dicht neben einander lagernder Gebilde von verschiedener Gestalt und Größe, welche bei oberflächlicher Betrachtung und einer weniger starken Vergrößerung in keinem näheren Zusammenhang mit einander zu stehen scheinen. Im Ursprungstheil des Zellfortsatzes haben diese Gebilde fast durchgängig eine spindelige Form. Diese Spindeln sind in der Regel mit ihrer Längsachse parallel zu der des Fortsatzes gestellt und zu Reihen oder Zügen hinter einander gruppirt. Durchschnittlich halten sie wohl gleiche Größe ein; häufig begegnet man indessen auch vereinzelten kleineren Spindeln oder mehr oder weniger rundlichen Bildungen.

Je weiter nun die Spindelreihen in den Zellleib vorrücken, um so mehr treten sie aus einander, und um so kürzer werden die einzelnen Reihen. Selten sehen wir noch Züge mit mehr als drei oder vier Elementen.

Im Inneren des Zellkörpers wird auch die Form der gefärbten Körperchen eine ziemlich mannigfache und regellose. Bald treffen wir Spindeln von gewöhnlicher Größe, bald wieder kleinere; dann wieder zwischen ihnen unregelmäßig vertheilt rundliche Körperchen von wechselndem Durchmesser, die kleineren häufig etwas schwächer gefärbt. Theilweise verrathen die einzelnen gefärbten Elemente, besonders bei Besichtigung des Gesammtbildes mit mittelstarken Linsen, eine koncentrische Anordnung zur Kernperipherie. Das Plasma aber hat im Ganzen ein grobkörniges, »getigertes« Aussehen.

Da um den Kern die Körperchen dichter liegen, kommt es im Plasma zur Scheidung einer dunkler gefärbten Kernzone von einer etwas helleren peripheren Schicht. Beide sind jedoch nicht so schroff von einander abgegrenzt, sondern allmählich in einander übergehend. In den Fig. 1 und 2 habe ich dieses Verhalten der Zellsubstanz absichtlich nicht so bestimmt hervorgehoben, um nicht die Deutlichkeit und Übersichtlichkeit des Bildes zu beeinträchtigen.

Wie ich schon an frischen Präparaten bemerken konnte, enthält die Kernmembran Verdickungen, Knötchen. Die Färbung bringt diese Struktureigenthümlichkeit noch bestimmter zum Ausdruck, indem die Verdickungen ganz dieselbe starke Verwandtschaft zu den Tinktionsflüssigkeiten bekunden wie die chromophilen Körperchen im Zellleibe.

Nur in der Gestalt weichen sie von jenen um Einiges ab. Bezüglich ihrer Form könnte man sie nämlich fast mit gleichschenkeligen Dreiecken vergleichen, welche mit ihrer längeren Basis ringsum der Kernperipherie aufsitzen, mit dem mehr oder weniger stumpfen Scheitel gegen den Zellleib gerichtet sind und von der Spitze aus einen feinen, blassgefärbten, fädchenförmigen Ausläufer in das Plasma hinein senden. Auch die Basiswinkel sind beiderseits zu fadenförmigen Verlängerungen ausgezogen. Letztere sind aber bedeutend stärker als jene Spitzenausläufer und verschmelzen mit denjenigen benachbarter Dreiecke zu einem gemeinsamen Verbindungsstück. So entsteht also ein Kreis typisch geformter Knötchen, eines neben dem anderen und verbunden durch dickere Fadenstücke — die Kernmembran.

Manche der eben geschilderten Einzelheiten kommen jedoch erst bei Benutzung stärkster Systeme zur Beobachtung. Ich will desswegen vorläufig nicht weiter auf die genauere mikroskopische Analyse dieser Dinge eingehen, da ich später nochmals auf die berührten Verhältnisse im Zusammenhang mit noch anderen Erscheinungen, theils am Kern, theils am Plasma, zurückkommen muss.

Absichtlich habe ich bisher streng vermieden, die im Vorstehenden häufig gestreiften, chromophilen Körperchen als Granula oder Körnchen zu bezeichnen. Fürs Erste hat der Begriff »Granulum« neuerdings durch das Vorgehen Altmann's eine Bedeutung gewonnen, welche den hier in Betracht kommenden Elementen keinesfalls zugerechnet werden darf. Ferner versteht man wohl heute im Allgemeinen unter Granula im eigentlichen Sinne isolirte, d. h. in keinem näheren, substantiellen Zusammenhang mit dem Gerüstwerk der Zellsubstanz stehende Plasmatheilchen.

Wie aber die genauere Betrachtung lehrt, stellen unsere Körperchen keine freien, für sich selbständigen Bildungen des Protoplasmas dar, sondern sind durch fadige Zwischenstücke in bestimmter, gleich näher zu beschreibender Weise mit einander verbunden. Am klarsten übersieht man diese Verhältnisse auf solchen Zelldurchschnitten, bei welchen auch der Fortsatz getroffen und zwar möglichst parallel zum Längsdurchmesser. Fig. 2 führt einen derartigen Schnitt vor; allerdings fällt hier der Fortsatz nicht seiner ganzen Länge nach in die Schnittebene.

Im Fortsatz oder besser in dessen Ursprungskegel hatten wir oben die Spindel als die Grundform der chromophilen Körperchen erkannt. Auch bei stärkster Vergrößerung sind diese Spindeln nun äußerst kleine Gebilde mit recht verschiedenem Dickendurchmesser, so dass wir bald mehr rundliche, bald mehr längliche Formen im bunten

Wechsel vor das Auge bekommen. Immerhin herrschen aber die letzteren vor. So weit nur ein Einblick in das Innere dieser Körperchen mit Rücksicht auf den winzigen Umfang derselben möglich war, erschienen sie mir durchweg homogen. In ihren Umrissen heben sie sich ziemlich scharf von der umgebenden farblosen Zwischenmasse ab; zeigen also keine körnige Auflösung an den Rändern, sofern von letzteren als solchen überhaupt gesprochen werden kann. An den Enden spitzen sich die Körperchen mehr oder weniger plötzlich zu, dabei in einen feinen Faden auslaufend, durch welchen sie mit einer anderen Spindel in Verbindung treten. Diese Verbindungsstücke sind, besonders in ihrem mittleren Theile, schwächer gefärbt und entgehen in Folge dessen bei flüchtiger Untersuchung leicht der Beobachtung. Dort, wo bei glücklicher Schnittführung im Ansatzstück des Fortsatzes mehrere Reihen solcher Spindeln in das Gesichtsfeld fallen, will es nicht selten auch gelingen, an einer oder der anderen von ihnen, Glied für Glied jenen Verbindungsfaden wahrzunehmen. Es unterliegt also keinem Zweifel mehr, dass wir es hier mit nichts Anderem als mit längeren oder kürzeren Theilstücken von Fäden zu thun haben, Fäden, die in ihrem Verlaufe von Strecke zu Strecke spindelförmige Verdickungen tragen.

Wenn wir nun überlegen, wie wenige dieser varikösen Fibrillen innerhalb der homogenen Zwischenmasse einen durchaus geraden und gestreckten Verlauf einhalten, die meisten vielmehr bald sich heben, bald wieder senken, bald leichte seitliche Biegungen beschreiben werden, wie ferner selten der Schnitt so günstig geführt werden kann, dass der Fortsatz und sein Ursprung aus dem Zellkörper gerade genau parallel zu seiner idealen Längsachse getroffen ist, so werden wir auch nicht überrascht sein, nur Theilstücke von Fäden, ja häufig nur paarweise verbundene oder selbst scheinbar isolirte Spindeln im mikroskopischen Bilde vorzufinden. Dazu kommt, dass bisweilen Spindeln eines Zuges nur angeschnitten sind, ihre Verbindungsachse also nicht mit in die Schnittrichtung einbezogen wurde.

Mit dieser Überlegung gewinnen wir aber gleichzeitig eine Erklärung für den Formenreichthum, mit welchem uns die Elemente der gefärbten Substanz im Inneren des Zellleibes entgegentreten. Denn sobald die Fibrillen in die Zellsubstanz vorgedrungen, geben sie die bisher eingehaltene nahezu längsparallele Richtung auf und weichen nach verschiedenen Seiten aus einander, dabei sich in mannigfacher Weise durchflechtend und überkreuzend. Einige Fibrillen müssen allerdings eine zum Kerne koncentrische Richtung annehmen, wenigstens bemerkt man hier und da mehrere zusammenhängende Spindeln,

welche eine derartige Verlaufsweise andeuten. Im Übrigen ist aber das gegenseitige Verhalten der Fibrillen zu einander ein so verwickeltes, dass es ganz unmöglich ist, dieselben gesondert zu verfolgen. Dem entsprechend werden uns auch Zelldurchschnitte je nach Gunst der Umstände recht verschiedene Bilder geben. Je nachdem eben die Fibrillen längs- oder quergetroffen, erhalten wir im ersteren Falle bald isolirte, bald durch Fädchen zu kürzeren oder längeren Reihen verbundene Spindeln, im anderen Falle wieder rundliche, körnchenartige Gebilde von wechselnder Größe, entsprechend der Höhe des Schnittes in Bezug auf den Mittelpunkt der Spindel. Doch können auch Tangentialschnitte durch dickere und kürzere Spindeln rundliche Formen vorspiegeln.

Merkwürdig ist, dass nur innerhalb der Zelle selbst und auf eine kurze Strecke im Fortsatz die Fibrillen jene knotige Struktur besitzen, peripheriewärts gegen die Nervenfaser verschwinden die Knötchen allmählich, die Fibrillen werden feiner und überall von gleicher Dicke. Dabei ist der Ton der Farbe ein sehr blasser, die Kontouren der einzelnen Fibrillen recht unbestimmt.

Die Erkenntnis des Vorhandenseins von Fibrillen in der Zellsubstanz legt die Frage nahe, ob dieselben überall isolirt verlaufen oder durch Anastomosen mit einander verbunden sind und so ein mehr oder weniger dichtes Netz- oder Maschenwerk herstellen. Die Entscheidung dieser Frage ist von Bedeutung; denn gerade in diesem Punkte stehen sich die Ansichten der einzelnen Forscher schroff gegenüber. Letztere Anschauung, d. h. diejenige, welche eine netzförmige Anordnung der Gerüstsubstanz in der Nervenzelle und Nervenfaser annimmt, wird namentlich von Leydig, Nansen, Bütschli u. A. vertheidigt. Doch kann ich derselben nicht im vollen Umfange beitreten, da nach meiner Erfahrung die Fibrillen, wenigstens im Fortsatz und im ektoplasmatischen Theile des Zellkörpers, völlig isolirt neben und durch einander ziehen müssen. Niemals vermochte ich an jenen Stellen Querverbindungen zwischen den spindelförmigen Verdickungen benachbarter Fasern nachzuweisen. Leicht können jedoch, besonders an etwas dicker gerathenen Schnitten, schräg verlaufende und den Zug der übrigen kreuzende Fasern derartige Anastomosen vortäuschen. Durch wechselnde Einstellung des Tubus gelingt es indessen bald festzustellen, dass es sich hier nur um eine Aneinanderlagerung, nicht um eine Verschmelzung handelt.

Anders im centralen Theile des Zellkörpers. Richtet man sein Augenmerk auf die Umgebung des Kernes, so fällt ohne Weiteres auf, dass hier die chromophilen Körperchen zumeist die typische Gestalt der Spindel aufgegeben haben. Größtentheils mehr rundlich oder auch

eckig geformt, treten sie durch drei oder mehrere Fortsätze in gegenseitige Verbindung. Somit kommt ein Netzwerk zu Stande, in welchem die Körperchen gleichsam als verdickte Knotenpunkte erscheinen. Immer aber färben sie sich intensiver als die verbindenden Fasern.

Bemerkenswerth ist vor Allem die Thatsache, dass auch Fortsätze der Körperchen, besonders der zu innerst gelegenen, in radiärer Richtung hinübertreten zur Kernmembran und dort mit den Anschwellungen derselben verschmelzen. Es sind dies also dieselben Fädchen oder Fäserchen, die wir schon bei der Untersuchung frischer Präparate mit Auftreten jenes hellen Spaltraumes zwischen Kern und Plasma zu Gesicht bekamen; sie sind aber auch mit jenen identisch, welche wir als Spitzenausläufer der die Kernmembran zusammensetzenden chromophilen Dreiecke erkannten.

Die Anschwellungen der Kernmembran stehen außerdem noch mit dem Kerngerüst in Verbindung, so dass man geneigt sein könnte, die Kernmembran als ein Verflechtungs- bezw. Verschmelzungsprodukt von Plasmafibrillen und Kerngerüststrängen anzusehen. Doch davon später. Hier will ich nur kurz mittheilen, dass es außerordentlich schwer ist, mit Hilfe der Nissl'schen Färbung eine nur einigermaßen befriedigende Darstellung des Kerngerüstes zu liefern. Die Gerüststränge färben sich nur schwach, etwa in derselben Nuance wie die Verbindungsstücke zwischen den Plasmakörperchen. Sehr viel kommt es dabei auf die richtige Anwendung der Differenzirungsflüssigkeit an. Hatte dieselbe zu kurze Zeit eingewirkt, dann zeigte sich der Kern diffus gefärbt und ohne jede Struktur, im anderen Falle wieder war aller Farbstoff ausgezogen. Diese Erscheinungen finden ihre Erklärung in der starken Mitfärbung des Kernsaftes, indem letzterer nahezu die gleiche Neigung zur Farbflüssigkeit an den Tag legt als die Gerüstsubstanz des Kernes selbst.

An gelungenen Präparaten sehen wir nun im Kerne eine netzförmige Anordnung der Gerüstbälkchen. Dieselben nehmen ihren Ausgangspunkt vom Nucleolus, häufig im Kerninneren nur als Durchschnittspunkte oder als kurze Stäbchen auftauchend, und enden schließlich an der Basis jener dreieckigen Anschwellungen der Kernmembran.

Überblicken wir nun noch einmal die Verhältnisse, so müssen wir schließen, dass die Fibrillen bei Eintritt in die centrale Masse der Zellsubstanz ihren isolirten Verlauf aufgeben, durch zahlreiche Queranastomosen ein ausgeprägtes Netzwerk bilden, dessen der Kernwand zunächst gelegene Knotenpunkte radiäre Fädchen zur Kernmembran hinüber-

senden und in den Verdickungsstellen der letzteren mit den Endbälkchen des Kerngerüstes verschmelzen.

Nun einige Worte über die Zwischensubstanz des Nervenzellplasmas. Dieselbe zeigt, wie schon Eingangs erwähnt wurde, Farbstoffen gegenüber keine Verwandtschaft, erscheint also vollkommen farb- und strukturlos, ein Umstand, welcher die Gerüstsubstanz in so plastischer Weise heraustreten lässt und dem Beobachter einen weit rascheren und klareren Überblick ermöglicht. Eine so feine Differenzirung der Zwischensubstanz, wie sie Lenhossék an den Spinalzellen vom Ochsen schildert, kann ich bei den Nervenzellen des Krebses nicht vorfinden.

Dagegen begegneten mir in letzteren hin und wieder, nicht sehr häufig, sogenannte Vacuolen. Dieselben kommen vorzugsweise im Ursprungskegel des Zellfortsatzes zu Gesicht und stellen rundliche oder ovale Bildungen dar, ungefähr doppelt so groß wie das Kernkörperchen. Sie sind keine echten Vacuolen, sondern, wie das schon Rhode ganz richtig bei Hirudineen hervorgehoben, größere Anhäufungen von ungefärbter Zwischensubstanz.

Eine weitere, besonders an Methylenblaupräparaten ins Auge fallende Erscheinung ist das starke Zurückweichen des Plasmas von der Zellmembran. In den Figuren 1 und 2 habe ich dieselbe wiedergegeben. Zwischen Zellleib und neurilemmatischer Scheide ist ein breiter Ring homogener Zwischensubstanz sichtbar. Übrigens findet sich derselbe, freilich nicht so deutlich und breit, auch an frischen Zellen. Selbstverständlich muss bei Beurtheilung des Vorganges den Wirkungen der angewandten Reagentien stark Rechnung getragen werden. Dennoch glaubte ich auf eine Besprechung dieser Erscheinung eingehen zu dürfen, indem ja von maßgebender Seite aus vielfach Beziehungen zwischen der Gerüstsubstanz der Nervenzellen und den faserigen Elementen des umgebenden Stützgewebes bezw. den »Matrixzellen« der Membran behauptet werden. Ich konnte weder an frischen noch gefärbten Zellen eine Vereinigung von Plasmafibrillen mit Strukturbestandtheilen der Membran feststellen, eben so wenig wie ich Fasern von der Membran her in die Zellsubstanz sich verlieren sah. Beide, Hülle wie Zellleib, zeigen sich an Methylenblaupräparaten in Textur und Verhalten gegen Farbstoffe so grundverschieden, dass es nicht schwer wird, die Strukturelemente des einen scharf von denen des anderen zu sondern.

Die Zellkapsel (ohne Zweifel bindegewebiger Abkunft) wird, wenigstens an großen und mittelgroßen Zellen aus feinen häufig wellig gebogenen Fasern zusammengesetzt, die sich nach allen Richtungen hin durchflechten und gegen Methylenblau eine äußerst schwache Mit-

färbung bekunden. Eingestreut in diese Faserzüge finden wir hier und da große runde, meist aber ovale, nicht selten auch etwas eckige Kerne, welche die Kapsel nach innen und außen leicht ausbuchten. Ich zählte deren mitunter vier bis fünf auf einem Schnitt. Ihre Lage wechselt, bald traf ich sie nur an der Abgangsstelle des Fortsatzes, bald wieder regellos über die ganze Zelloberfläche zerstreut. Bei den kleineren Zellen fehlt die fibrilläre Schichtung oder sie ist ganz undeutlich. Die Begrenzung der Zelle wird dann lediglich durch eine einfache Linie hergestellt. Doch geht bei allen Zellen regelmäßig die Membran auf den Fortsatz über.

Vergleichen wir nun unsere durch die Methylenblaufärbung gewonnenen Befunde mit den Erscheinungen an frischen Zellen, so kann kein Zweifel mehr darüber walten, dass jene stark lichtbrechenden Körperchen im Plasma der letzteren vollkommen den spindelförmigen bezw. rundlichen Verdickungen der Fibrillen entsprechen. Nur der Ungunst der herrschenden Lichtbrechungsverhältnisse ist es zuzuschreiben, wenn im frischen Präparate die Einzelheiten so verschwimmen und dadurch sich der Beobachtung entziehen. Ferner ist auch zu beachten, dass wir bei der Untersuchung des frischen Materials den ganzen Raum der Zelle durchblicken müssen. Viele Strukturelemente, in ganz verschiedenen Ebenen liegend, fallen hierbei scheinbar in ein gemeinsames Gesichtsfeld und wirken natürlich bei einer Unterscheidung ins Kleine hinein außerordentlich störend; desshalb erscheint auch die Zellsubstanz so gleichmäßig durchsetzt von diesen Körperchen. Die bekannten Streifen, welche sich unter gewissen Umständen an der Oberfläche der Zelle ermitteln lassen, werden sonach ebenfalls nichts Anderes bedeuten als Fibrillen; der feinere Achsenfaden der letzteren wird hierbei selbst nicht sichtbar sein, sondern es werden nur die Knötchen bei weniger starken Vergrößerungen zu jenen unsicher kontourirten Linien verschwimmen. Damit ist gleichzeitig die Unrichtigkeit einer Behauptung dargethan, nach welcher die Streifung des Plasmas als ein Kunstprodukt aufzufassen ist. Dies führt uns nun zur Besprechung der Wirkungsweise verschiedener Reagentien auf den Nervenzellkörper. Es ist eine bekannte Thatsache, dass die oben erwähnte streifige Struktur der Nervenzellen nach Vorbehandlung der Isolationspräparate mit Chrom- oder Osmiumsäure weit bestimmter zum Ausdruck gelangt. Diese Thatsache bildete lange Jahre hindurch eine starke Stütze für die Schultze'sche Fibrillentheorie, und bis in die jüngste Zeit gehörten Chrom- und Osmiumsäure zu den beliebtesten Mitteln in der neurohistologischen Technik. Neuerdings wurden nun gegen die unbedingte Zuverlässigkeit dieser Reagentien einige be-

achtenswerthe Einwände erhoben. Schon Flemming und später auch Lenhossék machten auf eine nachtheilige Wirkung der Osmiumsäure als Fixativ für die Nervenzellen aufmerksam. Dieselbe äußere sich besonders in einer Homogenisirung des Plasmas; außerdem sollen sie auch die Strukturtheilchen des letzteren in ihrer Neigung zu Farbstoffen nicht unbedeutend abschwächen. Eben so soll auch die Chromsäure in ihren verschiedensten Anwendungsformen nach Nissl die Nervenzellsubstanz für die Nachfärbung mit Anilinfarbstoffen unzugänglich machen. Nach meinen Erfahrungen an Ganglienzellen von Astacus fluviatilis sind es namentlich die Plasmafibrillen, welche die Wirkungspunkte für jene Reagentien geben. Chrom- wie Osmiumsäure rufen bei entsprechender Koncentration eine Quellung derselben hervor, die letztere vielleicht in noch stärkerem Maße. Hierbei schwindet allmählich der knotige Aufbau der Fasern, indem die verbindenden Zwischenstücke im Vergleich zu den Knötchen viel mehr an Umfang gewinnen. Die Chromsäure ist in ihrer Wirkung ziemlich konstant. Im Allgemeinen zeigen stärker verdünnte Lösungen derselben die Varikositäten noch ganz leidlich erhalten, erst bei Koncentrationsgraden über 0,02% beginnen die Zwischenstücke zu schwellen, bis die Faser schließlich ein völlig glattes Aussehen bekommt. Die Osmiumsäure wirkt schon in sehr verdünnter Form glättend auf die Fibrillen ein und verleiht denselben eine eigenthümlich mattbraune Farbe. Doch lässt sie auch die Zwischensubstanz nicht unberührt; die besagte Quellung kann bei Anwendung koncentrirterer Lösungen so weit vorschreiten, dass die Fibrille ihre Eigenschaften als solche einbüßt, sich förmlich auflöst und so ein homogenes Aussehen des Plasmas bedingt. Bezeichnend ist die Veränderlichkeit in der Wirkungsweise der Osmiumsäure. Nicht selten trifft man nämlich in ein und demselben Präparate neben ganz deutlich gestreiften Zellen auch solche mit homogenem Plasma.

Lebendfärbung mit Methylenblau. Bei der Methodik der vitalen Injektion dienten mir die Angaben von Retzius als Richtschnur. Stets erhielt ich Blaufärbung der Nervensubstanz. Die Zellen reagirten regelmäßig etwas später als die Fasern, und, wie ich zu meinem Bedauern einsehen musste, nicht immer in einer für meine besonderen Zwecke zufriedenstellenden Weise. In weitaus der Mehrzahl der Fälle färbte sich nämlich das Plasma der Zellen so dunkel und diffus, dass eine Einsicht in die Bauverhältnisse rein unmöglich war. Der Kern zeichnete sich durch eine bedeutend hellere, aber ebenfalls gleichmäßige Färbung aus. Kernmembran, Nucleolen und zuweilen auch die Elemente des Eimer'schen Körnchenkreises erschienen dagegen wieder in einem dunkleren Tone. Zeitweise erhielt ich indessen Zellen, an

denen eine fibrilläre Struktur nicht zu verleugnen war, doch ist das Bild, welches eine solche Zelle darbietet, schwer zu beschreiben, noch schwerer durch eine Zeichnung wiederzugeben. Entweder fällt die letztere viel zu schematisch aus oder bringt die Einzelheiten, auf die es ja gerade ankommt, bei dem Bestreben des Zeichners möglichst objektiv zu bleiben, viel zu verschwommen und unübersichtlich zur Darstellung. Das Bild ist etwa Folgendes: Innerhalb der stark mitgefärbten Grundsubstanz sehen wir die Fibrillen in bekannter Weise vom Fortsatze in den Zellleib ausstrahlen. Im Ursprungstheil des Fortsatzes ist die Anordnung der Fibrillen eine theilweise noch recht übersichtliche und der knotige Bau derselben unverkennbar. Im Zellleib verwirrt sich jene; kenntlich an den stärker tingirten Knötchen, werden die Fasern nur auf kurze Strecken hin sichtbar, dann treten sie wieder in die Tiefe oder verschwimmen mit anderen zu größeren oder kleineren diffus gefärbten Flecken.

Immer heben sich im Zellleib zwei durch den Grad der Färbung unterschiedene Zonen ziemlich deutlich von einander ab, nämlich eine periphere hellere, mit dem Fortsatz gleichen Ton haltende und eine dunklere centrale oder Kernzone. Letztere entspricht ohne Zweifel jenen Theilen der Zellsubstanz, in welchen wir auf Schnitten und bei Färbung nach Nissl eine Auflösung und netzförmige Verbindung der Fibrillen erkannten.

Der an frischen Zellen hin und wieder zu beobachtende helle Hof um den Kern kommt an den intra vitam gefärbten ziemlich häufig und in viel auffälligerer Weise zur Erscheinung. Überrascht war ich über die Breite desselben. Noch mehr aber fesselten meine Aufmerksamkeit die aus der Kernzone des Plasmas heraustretenden feinen blauen Fäserchen, welche denselben durchqueren und jenseits mit der Kernmembran verschmelzen. Einzelne waren beim Zurückweichen der Kernmembran in Folge der starken Dehnung gerissen, alle anderen straff gespannt.

Einem etwaigen Einwurf, nach welchem die Entstehung des Spaltraumes auf eine schrumpfende Wirkung des zugesetzten Glycerins zurückgeführt werden soll, will ich von vorn herein damit begegnen, dass derselbe auch bei Zusatz ganz indifferenter Mittel zur Beobachtung gelangt, dass ferner die Kernmembran in ihrem ganzen Umfange vom Plasma zurückgezogen, also kreisrund ist und nicht Biegungen und Knickungen aufweist, wie das doch bei Schrumpfung vorauszusetzen wäre. Die Kernmembran selbst gleicht im Farbenbilde kaum einer einfachen Linie, eher macht sie mit den zu- und abtretenden Reiserchen und den abwechselnd helleren und dunkleren Stellen im Inneren den Eindruck eines Flechtwerkes.

Weit glücklichere Resultate erzielte Retzius mit dieser Methode. Obwohl derselbe mit seinen Untersuchungen am Nervensystem der Crustaceen ganz andere Absichten verfolgte und in der Hauptsache über das Verhalten der Punktsubstanz etc. Aufklärung schaffen wollte, interessiren in seiner umfassenden Abhandlung über diesen Gegenstand doch einige kurze, die Färbung der Ganglienzellen betreffende Bemerkungen. Retzius schreibt: »Bei der Methylenblaufärbung bekommt man oft Achsencylinder, besonders von dickeren Nervenfasern, welche in ihrer Substanz blaugefärbte Körnchen zeigen, die gewissermaßen durch feine Fäserchen verbunden sind und langgehende knotige Züge darbieten. Ganz in derselben Weise färben sich auch in den Ganglienzellen, besonders in mittelgroßen und großen, oft Körnchen, welche sowohl an der Oberfläche, wie tiefer in der Substanz liegen, und bei denen sich hier und da verbindende Fäserchen wahrnehmen lassen. Diese scharf hervortretenden Körnchen sind bei einigen Zellen recht groß, bei anderen viel kleiner; im letzteren Falle sieht man die strangförmige Anordnung der blau gefärbten Züge im Zellenprotoplasma deutlicher. Wenn die Körnchen größer sind, so ähneln sie gewissermaßen den Knötchen der Punktsubstanz, sie erscheinen als stark blaue, ovale oder etwas eckige Körperchen, welche sich von der hellen Zwischensubstanz scharf abheben. Auf die Bedeutung der Färbung will ich hier nicht näher eingehen, um so weniger als diese Fragen, wie erwähnt ist, außer dem Plane dieser Abhandlung liegen.«

Mir gelang es niemals bei Lebendfärbung mit Methylenblau eine ungefärbte Zwischensubstanz zu erhalten. Ich weiß nicht, welche misslichen Umstände hier obwalteten, und worin ich gefehlt habe. Auch bei Injektion verdünnterer Lösungen erhielt ich meist diffus gefärbte Zellen, je nach Koncentration und Einwirkungsdauer des Methylenblaus in bald hellerem, bald dunklerem Tone. Ich stehe indessen keineswegs an, die von Retzius beschriebenen Knötchen mit den von mir durch die Nissl'sche Methode in konservirten Präparaten dargestellten gleich zu setzen, zumal auch Retzius zwischen ihnen Verbindungsfäserchen bemerken konnte. Doch gilt dies nur für die kleineren Knötchen, wie sie in Fig. 4 auf Tafel II der Retzius'schen Arbeit gezeichnet sind. Für die anderen großen, den Körnchen der Punktsubstanz ähnlichen scheint mir ein derartiger Vergleich nicht durchführbar. Elemente von solcher Größe habe ich niemals zu Gesicht bekommen, sie müssen ganz andere Bildungen sein. Einen Zusammenhang dieser knotigen Züge mit der Kernmembran oder eine besondere Struktur der letzteren beschreibt Retzius nicht.

Nach den Retzius'schen Schilderungen könnte man geneigt sein,

die Nervenzellen des Flusskrebses in grob- und feingranulirte einzutheilen. Indessen, bei Durchmusterung der durch die Nissl'sche Methode gewonnenen Präparate aus den verschiedensten Bezirken des Nervensystems dieses Thieres, stoße ich auf keine Erscheinung, welche für die genannte Eintheilung irgend einen Anhalt böte. Die Größe der chromophilen Körperchen ist bei den einzelnen Zellen keinen oder doch wenigstens keinen auffallenden Schwankungen unterworfen. Dagegen ergaben sich Unterschiede durch eine mehr oder weniger dichte Vertheilung der Körperchen innerhalb der Zellsubstanz. Wir erhalten so dunkler und heller gefärbte Zellen im bunten Durcheinander auf ein und demselben Schnitt. Durch zahlreich bestehende Übergänge ist jedoch der Gegensatz der beiden Zellformen zu einander kein schroffer.

Struktur der Nervenzellen bei einigen anderen Wirbellosen.

Insekten. Die Nervenzellen der Insekten zeigen in ihren Bauverhältnissen viel Übereinstimmung mit denen des Krebses. Die chromophilen Elemente nähern sich mehr der runden Form und stehen sehr dicht. Die Verbindungsfädchen werden desshalb kurz und weniger deutlich. Vacuolen treten im Plasma häufiger auf. Als Objekte dienten einige Käferarten, so Dyticus marginalis und Carabus auratus, von denen die Zellen des ersteren wegen ihrer Größe zur Untersuchung am besten taugten.

Etwas abweichender verhalten sich die Ganglienzellen von Lumbricus terrestris (Fig. 4). Bei diesen besteht das Plasma in seiner ganzen Masse aus einem deutlichen Netzwerk, dessen Knotenpunkte durch jene chromophilen Körperchen bezeichnet werden. Letztere sind intensiv gefärbt, mehr rundlich und vielleicht um Einiges kleiner als die beim Krebse. Die sie verbindenden Fäserchen sind länger, ziemlich kräftig gefärbt und desshalb deutlich sichtbar. Erst am Ursprungskegel des Zellfortsatzes sondern sich aus dem Netz des Plasmas isolirte Fibrillen ab, nun in ziemlich paralleler Richtung zu einander in den Achsencylinder hineinstrahlend. Die Maschen des Netzes sind im ektoplasmatischen Theile weit, gegen die Umgebung des Kernes hin werden sie allmählich enger, was natürlich ein Zusammenrücken der chromophilen Körperchen zur Folge hat. Diese Bezirke der Zellsubstanz zeigen sich dann auch durch einen dunkleren Farbenton an. Eine weitere Eigenthümlichkeit bei den Nervenzellen von Lumbricus ist die unregelmäßige Anordnung des Maschenwerkes innerhalb der Zellsubstanz, eine koncentrische Schichtung der Plasmakörperchen fehlt demnach hier ganz. Die Kernmembran zeigt die gleiche Struktur, wie sie des Genaueren oben geschildert wurde. Die von den Verdickungen

derselben in radiärer Richtung ausstrahlenden Reiserchen, welche sich mit den zunächst gelegenen Knotenpunkten des Plasmanetzes verbinden, kommen bei Lumbricus, falls gut gefärbt und differenzirt war, mitunter recht klar zur Ansicht. Sehr auffällig und verbreitet ist bei den Nervenzellen dieses Wurmes ferner das Vorkommen vacuolärer Bildungen im Plasma. Dieselben erreichen bisweilen eine ganz erstaunliche Größe. Ihr Sitz ist im Allgemeinen kein fest bestimmter, doch scheint der dem Fortsatz entgegengesetzte Zellpol eine bevorzugte Stelle hierfür abzugeben. In Fig. 5 ist ein derartiger Fall gezeichnet. Die Vacuole nimmt reichlich ein Viertel des ganzen Zellraumes ein und hat die geformte Substanz in weitem Umkreis kernwärts gedrängt, am Zellrande nur noch einen schmalen Saum derselben belassend. Sie ist eirund, mit ringsum glatten Rändern und erfüllt mit einer glasigen, ungefärbten, strukturlosen Masse, also von ziemlich derselben Beschaffenheit wie die Zell-Zwischensubstanz.

Eine eigene Stellung in Bezug auf die Strukturbeschaffenheit ihres Zellkörpers nehmen die Nervenzellen der Mollusken ein. Nach der Nissl'schen Methode wurden von mir des Besonderen einige Landschnecken untersucht (Helix- und Arion-Arten). Das Plasma derselben erscheint unter solcher Behandlung und bei Betrachtung mit mittelstarken Linsen ganz gleichmäßig gefärbt; der Zellfortsatz eben so, nur um Vieles heller. Bei Anwendung stärkster Systeme erkennt man jedoch eine feinkörnige Beschaffenheit der Zellsubstanz, ohne dass man freilich klar darüber wird, ob jene Körnchen isolirte Bildungen sind oder durch feinste Zwischenfädchen mit einander in Zusammenhang stehen. Die Körner liegen außerordentlich dicht neben einander, besonders in einiger Ausdehnung um den Kern herum. Hier veranlassen sie denn auch bei der Färbung eine durch ihren dunkleren Ton vom übrigen Plasma sich abhebende Zone. Häufig verschwimmen die Körnchen bei ungenügender Differenzirung mit Anilinalkohol zu breiteren diffus gefärbten Flecken. Die Kernmembran, in deren Verlauf ich knotige Anschwellungen nicht mit Sicherheit wahrnehmen konnte, tritt als feine dunkelblaue Linie heraus. Die Zwischensubstanz wird durch die Masse des gefärbten Theiles im Zellkörper stark in den Hintergrund gedrängt, woraus sich auch die fast gleichmäßige und kaum eine Struktur andeutende Färbung des Zellleibes am besten erklären lässt.

Gleiche Bilder, wie mit Methylenblau, geben auch Färbungen mit Safranin und Fuchsin, ja mir will es fast scheinen, als ob sich dieselben für das Studium des Nervenzellplasmas bei Mollusken noch lehrreicher erwiesen (Fig. 7 u. 14). Bei Durchsicht derartig gefärbter Präparate bekommt man nämlich zuweilen bei genügender Schnittdünne in der

Zellsubstanz lichtere Stellen zu Gesicht, in welchen die Körnchen weiter aus einander gerückt sind, und gerade an solchen Stellen glaubte ich denn auch hin und wieder eine knotig-fadige Beschaffenheit des färbbaren Theiles im Plasma zu erkennen. Es würden sich demnach die Nervenzellen der Gastropoden von denen der anderen untersuchten Wirbellosen unterscheiden: 1) durch die geringe Größe der Knötchen; 2) durch die äußerst dichte Vertheilung derselben innerhalb der Plasmafibrillen, und endlich 3) durch die geringe, kaum bemerkbar hervortretende Menge der Zwischensubstanz.

Die Annahme einer fibrillären Plasmastruktur bei Nervenzellen von Schnecken wird außerdem noch durch die Befunde an frischen Objekten gestützt; auch der vorurtheilsfreie Beobachter muss hier eine feinstreifig-körnige Beschaffenheit der Zellsubstanz zugestehen. Übrigens begegnen wir zeitweise an frischen oder mit Reagentien behandelten Zellen dieser Thiere jener bekannten Erscheinung einer Hofbildung um den Kern. Leydig hat hierauf zuerst bestimmter hingewiesen und nimmt an, dass die, betreffenden Hof durchsetzenden, Plasmaausläufer durch Poren der Kernmembran hindurch in das Innere des Kernes eintreten. So viel ich indessen beobachtete, und wie das auch aus der beigegebenen Zeichnung (Fig. 15) zu ersehen ist, verschmelzen jene Reiserchen mit der Kernmembran und zwar an jenen Stellen, wo die zapfenartig verbreiterten Endbälkchen des Kerngerüstes sich anfügen. Über diese Zapfen- oder Stäbchenschicht an der Innenseite der Kernmembran wird im folgenden Abschnitt des Weiteren die Rede sein.

II. Der Kern der Nervenzelle.

Auch diesem Abschnitte müsste folgerichtigerweise ein kurzer geschichtlicher Überblick voraufgehen. Da aber eine Zusammenfassung und Besprechung der allmählichen Entwicklung unserer Kenntnisse über den Nervenzellkern ohne Berücksichtigung der allgemeinen Litteratur fast unmöglich ist, da ferner letztere, im Laufe der Zeit durch zahlreiche Untersuchungen gefördert und stetig noch im Wachsen begriffen, gegenwärtig viel zu umfangreich ist, als dass sie in einer für unsere Zwecke erwünschten kurzen, knappen Form wiedergegeben werden könnte, so stehe ich von einem solchen Versuche ab. Überdies bringen Flemming's ausgezeichnete und nach jeder Richtung hin vollendete Arbeit »Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung«, sowie die seit 1891 in »Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte« von Merkel und Bonnet erscheinenden Originalberichte desselben Ver-

fassers die alten und neuen Anschauungen über den allgemeinen Aufbau des Zellkerns in so erschöpfender Weise zur Darstellung, dass es einer nochmaligen Auslassung hierüber nicht mehr bedarf, und wir desshalb kurz auf die genannten Abhandlungen verweisen. Zur weiteren Umschau auf dem betreffenden Gebiete eignet sich unter der großen Anzahl der vorhandenen histologischen Lehrbücher besonders das O. Hertwig'sche: »Die Zelle und die Gewebe«. Jena 1892.

Was nun den Nervenzellkern anbetrifft, so finden wir für die Wirbelthiere seit den eingehenden Untersuchungen Eimer's (18 u. 22), Schwalbe's (74), Leydig's (53 u. 54) und Flemming's (25) über diesen Gegenstand erst wieder bei Quervain (60) und Lenhossék (50) einige speciellere Angaben. Für die Wirbellosen fehlen neue, auf breiter Basis gegründete und unter Benutzung der heutigen vollkommeneren mikroskopischen Hilfsmittel vorgenommene Untersuchungen ganz. Die letzten Veröffentlichungen in diesem Sinne entstammen der Feder Leydig's (1883 und 1885). Die Studien wurden zumeist an frischen oder mit härtenden Reagentien behandelten Objekten gemacht. Färbungen kamen dabei, so viel mir aus Text und Figurenerklärung ersichtlich, wohl nicht in Anwendung. Eine Neubearbeitung des Stoffes erschien desshalb dringend geboten.

Wir gehen nun sogleich auf die eigenen Untersuchungsbefunde über.

Nach dem heutigen Stande unseres Wissens unterscheidet man am Zellkern etwa folgende Bestandtheile: 1) Das Kern- oder Liningerüst, 2) das in jenem suspendirte Chromatin, 3) die Nucleolen, 4) den die Maschen des Kerngerüstes ausfüllenden Kernsaft und 5) als Abschluss gegen den Zellleib die Kernmembran. Hierzu kommt endlich 6) der von Eimer entdeckte und als allgemeine morphologische Eigenschaft des Zellkernes erkannte Körnchenkreis oder besser die Körnchenschale.

Das Liningerüst ist die eigentliche Stützsubstanz des Kernes und setzt sich aus einem Netzwerk von Fädchen zusammen (Fig. 8—23). Diese Fäserchen sind die Träger des Chromatins und von außerordentlicher Feinheit, desswegen auch am frischen Präparate selten gut sichtbar. Erst mit Änderung der Lichtbrechungsverhältnisse durch Wirkung von Reagentien, so vornehmlich stark verdünnter Lösungen von Essigsäure, von Chrom- und Pikrinsäure kommen sie deutlicher zum Vorschein. Doch auch durch geeignete Färbungen der konservirten Kerne gelingt es recht wohl, die einzelnen Gerüststränge in ihrer Form und Anordnungsweise zu einander hervortreten zu lassen, obschon es sich dabei mehr um Kontrastwirkungen in der Färbung der Chromatinkörperchen gegen die Gerüstfäden einerseits und in dem Lichtbrechungsverhalten der Fäden gegen den Kernsaft andererseits handelt. In gut

differenzirten Präparaten erscheinen nämlich die Fäden im Gegensatze zu den intensiv gefärbten Chromatinkörnchen ganz blass, gleichsam nur wie mit Farbe überhaucht, vermöge ihres eigenen Brechungsindexes aber heben sie sich scharf als solide Gebilde vom Untergrunde ab. An dieser Stelle möchte ich zugleich bemerken, dass die Erkennung der eben geschilderten Verhältnisse nur bei Verwendung der leistungsfähigsten optischen Hilfsmittel, welche uns gegenwärtig zur Verfügung stehen, möglich ist. Zu meinen Untersuchungen bediente ich mich durchweg eines Zeiss'schen Apochromaten (homogene Immersion 2,0 mm, Apert. 1,30 in Verbindung mit den Kompensationsocularen 6 und 8). Neben den verschiedensten Kernfärbemitteln benutzte ich mit Vorliebe Safranin, Fuchsin und Hämatoxylin.

Noch kurz vor Abschluss dieser Untersuchungen erlangte ich Kenntnis von der Rawitz'schen Arbeit (62) über Centrosoma und Attraktionssphäre in den ruhenden Salamanderhodenzellen. Mit derselben führt Rawitz eine neue Färbemethode in die histologische Technik ein, vermittels welcher es ihm geglückt ist, die Lininsubstanz in ähnlicher Weise für Farbstoffe empfänglich zu machen wie das Chromatin. Nach einer Vorbeize mit Tannin-Brechweinstein zeigen die für gewöhnlich das Kernchromatin intensiv färbenden Aniline: Safranin, Fuchsin und andere an mit Flemming'scher Lösung fixirten Präparaten eine völlige Umkehrung in ihrem Verhalten und zwar derart, dass sie jetzt das Chromatin ganz unberührt lassen und nur die Zellsubstanz und das Liningerüst färben. Rawitz nennt dies »Inversion« der Färbung. Ich habe diese Gebrauchsweise der Anilinfarbstoffe auch an Nervenzellen versucht, indessen weniger günstige Resultate mit derselben erzielt. Wohl war überall das Chromatin bei der Färbung unbetheiligt geblieben und in Form gelblicher Schollen innerhalb des Kernes nachweisbar, wohl waren auch hin und wieder einige Lininfäden gefärbt; im Großen und Ganzen hatten aber die Zellen, auch solche in den innersten Theilen des Präparates, derartig starke Veränderungen in ihrer Struktur erlitten, dass ich von weiteren Versuchen absah. So vortrefflich sich nun diese Methode für gewisse andere Zellarten bewähren mag, für die Nervenzellen bei Wirbellosen dürfte sich ihre Anwendung, wenigstens in der jetzt vorliegenden Form, nicht empfehlen.

Doch kehren wir wieder zum eigentlichen Gegenstand unserer Betrachtung zurück. Wie wir oben sahen tritt die Lininfaser vermöge ihrer physikalisch-chemischen Eigenschaften ziemlich scharf aus der Umgebung heraus. Ihr Verlauf ist ein durchaus geradliniger, die Kontouren sind glatt. Die Mittelpunkte des ganzen Fasersystems bilden der oder die Nucleolen. Von letzteren radiär nach allen Seiten ausstrahlend, treten die Fädchen ins Innere des Kernes, wo sie sich mannigfach verzweigen und durch jene Seitenästchen zu einem Netzwerk verbinden. Die Knotenpunkte des letzteren fallen, wenn sie chromatinfrei, weder durch Farbe noch durch Größe vor der übrigen Lininsubstanz auf. Wie die Weite der Netzmaschen, so wechselt auch die Dicke der einzelnen Gerüstbälkchen mit der Thierart. Unter den von mir unter-

suchten Objekten besaßen die stärksten Bälkchen die einheimischen Land- und Süßwasserschnecken, die feinsten Astacus fluviatilis und Lumbricus terrestris. Die Endbälkchen dieses Faserwerkes streben nun gegen die Kernmembran hin und verschmelzen, wie ich dies gut bei Astacus und Lumbricus sehen konnte, schließlich mit den knotigen Auftreibungen derselben.

Ein weiterer Bestandtheil des Kernes ist das Chromatin. Dasselbe findet sich in den von mir untersuchten Nervenzellen stets in Form rundlicher Körnchen von ganz minimaler Größe, welche zu den specifischen Kernfärbemitteln eine ausgesprochene Verwandtschaft zeigen. Letztere Eigenschaft zeichnet sie namentlich vor der Lininsubstanz aus. Von der natürlichen Existenz dieser Chromatinkörnchen kann man sich leicht an frischen Präparaten aus dem Nervensystem unserer gewöhnlichen Weinbergschnecke überzeugen. Die Kerne der Nervenzellen dieses Thieres erscheinen dann dicht erfüllt von kleinen, stark lichtbrechenden Kügelchen. Von jeher war man geneigt, gerade diese Kügelchen oder Körnchen als optische Durchschnitte von Kernfäden anzusehen. Nach Leydig stellen dieselben die Knotenpunkte eines gleichmäßig engmaschigen, dichten Schwammwerkes innerhalb des Kernes dar.

Wie aber die Durchmusterung gut gefärbter Präparate lehrt, sind die betreffenden Körnchen den Lininfäden nur aufgelagert und vermöge ihrer intensiven Färbung in ihrem ganzen Umfange scharf von jenen abgegrenzt. Das Chromatin ist also eine von dem Linin verschiedene Substanz. Dass fernerhin die Chromatinkörnchen nicht Durchschnitten von Lininfädchen entsprechen können ergiebt sich schon aus dem Größenverhältnis der Durchmesser der genannten Theile. Der Durchmesser des Körnchens ist demjenigen des Fädchens bei Weitem an Größe überlegen. Aus diesem Grunde ragen auch die Seitentheile des ersteren um Einiges über die Breite der Gerüststränge hinaus. Ein Zusammenbacken mehrerer Körnchen zu größeren Klumpen oder Strängen habe ich bei den von mir untersuchten Objekten niemals beobachten können, bei genügender Differenzirung tritt vielmehr das Chromatin durchweg in gleich geformten und gleich großen Stücken entgegen.

Anders ist es mit der Reichlichkeit und Dichtigkeit des Gerüstwerkes im Kern, sowie mit der Menge und Vertheilungsweise der Chromatinkügelchen auf jenen. Hier lassen die Kerne der einzelnen Thierarten deutliche Unterschiede erkennen, und dem aufmerksamen, geübten Beobachter bereitet es keine großen Schwierigkeiten an der Hand derselben die verschiedenen Nervenzellen von einander zu sondern.

Bezeichnend für die Kerne der Molluskenzellen ist eine regelmäßige, wandständige Anordnung der zu äußerst oder besser der der Kernmembran zunächst gelegenen Chromatinkörnchen. Diese Körnchen lagern der Membran, welche sich hier immer als eine sehr zarte, nur schwach gefärbte und desshalb nicht sofort sichtbare Kreislinie darbietet, dicht an und bilden, indem sie nahezu gleiche Abstände von einander einhalten, einen deutlichen Kranz um den peripheren Theil des Kerninhaltes. Die Abstände der einzelnen Körnchen von einander sind um so kleiner, je enger das Maschennetz des Kerngerüstes ist. Dadurch wird dem oberflächlichen Beschauer der Eindruck einer besonderen, durchlöcherten Membran, und in der älteren Litteratur finden wir denn auch zuweilen diese Erscheinung als eine innere, stärker färbbare Schicht der Kernmembran gedeutet.

Auch in frischen Zellen hebt sich diese Schicht recht auffällig vom übrigen Kerninhalt ab. Sie erscheint hier als ein Kreis von Stäbchen oder besser Zapfen, welche mit der Basis gegen die Kernmembran, mit der Spitze aber radiär gegen den Kernmittelpunkt gerichtet ist. Von der letzteren kann man nicht selten auch ein feines Fäserchen in die innere granulirte Masse des Kernes hinein verfolgen. Leydig fasst nun diese Stäbchen oder Zapfen als optische Durchschnitte der verbreiterten Enden des Kernnetzes auf. Wie sich aber durch die Färbung ermitteln lässt, bestehen die scheinbaren Endbälkchen aus zwei wohl von einander gesonderten Substanzen, nämlich aus einer Lininunterlage, welche mit dem Kerngerüst in Zusammenhang stehend unter allmählicher Verbreiterung mit der eigentlichen Kernmembran verschmilzt und aus einem diesen Lininendbälkchen auflagernden Chromatinkörnchen. Den Nervenzellen der anderen Wirbellosen fehlt eine derartige eigenthümliche Vertheilung der chromatischen Substanz an der Innenseite der Kernwand.

Wie verhalten sich nun die Nervenzellkerne der verschiedenen Mollusken zu einander? Bei den Gastropoden, im Besonderen bei den Helixarten (Helix pomatia, hortensis, arbustorum etc.) fällt vor Allem der Reichthum an Chromatinkörnchen und das ungemein engmaschige Liningerüst auf; die einzelnen Fädchen des letzteren sind so dicht mit Chromatinkörnchen besetzt, dass man nur stellenweise ihrer ansichtig werden kann und dann nur auf eine ganz kurze Strecke (Fig. 12). Bedeutend weiter sind die Maschen des Liningerüstes in den Kernen der Nacktschnecken (Limax, Arion) und der Süßwasserschnecken (Limnaeus stagnalis). Die Chromatinmenge ist geringer und bei der zuletzt genannten Form scheint auch das einzelne Chromatinkorn im Verhältnis kleiner zu sein, als bei den übrigen Gastropoden. Die Lininfäden

sind recht deutlich und nur von Strecke zu Strecke in größeren Abständen von Chromatinkügelchen bedeckt, in vereinzelten Fällen sind sie ganz chromatinfrei (Fig. 8).

Die Kerne von Sepia (Fig. 23) zeigen in ihrem Aufbau ziemlich die gleichen Verhältnisse, wie die von Limnaeus, nur sind sie viel kleiner und auch etwas chromatinärmer. Die Lamellibranchier (Anodonta mutabilis) haben sehr kleine Kerne; doch vermisse ich an diesen niemals die typische chromatische Wandschicht; im Übrigen sind sie verhältnismäßig chromatinreich. Das Lininnetz ist kaum sichtbar (Fig. 16—18).

Eine andere, besonders durch die Strukturarmuth des Kernes auffallende Gruppe bilden die Nervenzellen der Crustaceen (Astacus fluviatilis), Coleopteren (Dyticus marginalis, Carabus auratus) und der Würmer (Lumbricus, Aulastomum, Hirudo) (Fig. 19—22).

Im frischen Zustande kann man in den Kernen dieser Thiere außer den immer deutlichen Nucleolen und dem hin und wieder gut erkennbaren Eimer'schen Körnchenkreis nichts von irgend einer feineren Struktur wahrnehmen. Der Kern erscheint wasserklar oder wie die älteren Autoren ganz entsprechend bezeichneten »bläschenförmig«. Nur bei recht scharfer Einstellung und mit stärksten Linsen erkennt man, vom Kernkörperchen oder den Verdickungen der Kernmembran ausgehend, feine Fädchen, die aber bald nach ganz kurzem Verlaufe wieder in der stark lichtbrechenden Masse des Kernsaftes verschwinden.

Bei der Färbung tritt nun auch an diesen Zellen immer ein fadiges Kerngerüst mit aufgelagertem Chromatin deutlich zur Ansicht. Das Liningerüst ist bei diesen Zellen überaus locker, weitmaschig gebaut und größtentheils frei von Chromatinkörnchen. Die letzteren sind sehr klein, bedeutend kleiner als die der vorigen Gruppe, auch nicht so leuchtend gefärbt wie jene. Ihre Lage auf dem Gerüstwerk ist wechselnd; bald sind sie auf einzelne Knotenpunkte desselben vertheilt, bald lassen sie diese frei und finden sich dann auf den Fäden selbst. Auffallend bleibt immer die Chromatinarmuth dieser Kerne. Bei Astacus beobachtete ich im bunten Durcheinander neben fast chromatinfreien Kernen, auch solche mit ganz erheblichen Mengen jener Substanz.

An den Nervenzellen dieses Thieres, in geringerem Grade auch an denen von Lumbricus, tritt nun ferner im Kernsafte eine bemerkenswerthe Erscheinung zu Tage. Während nämlich bei den Mollusken im Farbenbilde der Kernsaft rein weiß und völlig strukturlos zum Ausdruck kommt, werden wir bei jenen durch eine starke Mitfärbung desselben mit den verschiedenen angewandten Färbemitteln überrascht. Auch bei einer längere Zeit andauernden Ausziehung bleibt der Farbstoff;

er muss demnach im Kernsafte an feinste Strukturelemente gefesselt sein. In der That vermögen wir denn auch mit Hilfe stärkster Linsen die Farbstoffwolken in Gruppen feiner und feinster Körnchen aufzulösen, welche dicht an einander gerückt die Maschenräume des Lininnetzes erfüllen. Die Nuance der Färbung dieser Körnchen ist um Einiges heller und matter, als die des Chromatins (Fig. 19).

Die Frage nun nach der Natur dieser Gebilde, ob sie Durchschnitte von Fäden oder isolirte Körnchen oder vielleicht Verdickungsstellen eines noch feineren Netzes sind, ist schwer zu entscheiden. Wir stehen hier an der Grenze unseres Wahrnehmungsvermögens und die Leistungsfähigkeit unserer besten optischen Hilfsmittel ist erschöpft.

In neuester Zeit hat Heidenhain (40) ähnliche Strukturen namentlich an Leukocyten nachgewiesen und Lanthanin genannt. Nach ihm sind die Körnchen Verdickungen (Mikrosomen) feinster chromatinloser Fädchen, welche in Form eines zarten Netzes zwischen den gröberen Gerüstbalken ausgespannt sind. Auch Reinke (63) konnte jene Körnchen in den verschiedensten Zellarten nach Auflösung des Chromatins vermittels Lysol und durch Färbung mit Alaunkarmin darstellen. Er bezeichnete den Stoff als Ödematin und lässt ihn als einen Bestandtheil des Kernsaftes in Form äußerst kleiner, isolirter, stark quellungsfähiger Körnchen innerhalb des Maschenwerkes des zwischen den gröberen Balken befindlichen feineren Lininreticulums eingelagert sein.

Sei dem nun, wie ihm wolle; jedenfalls haben wir auch in obigem Beispiele einen Hinweis darauf, dass wir nicht mehr berechtigt sind, den Kernsaft als eine bloße Ernährungsflüssigkeit ohne morphologische Besonderheiten, als eine einfache Lösung von Nährsalzen zu betrachten.

Wir kämen nun zur Besprechung der Kernmembran. Da ich mich indessen schon früher besonders bei Abhandlung der Plasmastruktur ausführlicher über diesen Gegenstand verbreitet habe, so brauche ich jenen Erörterungen nur noch hinzuzufügen, dass die bewussten Verdickungen der Kernmembran sich auch mit den specifischen Kerntinktionsmitteln kräftig färben, die Verbindungsstücke dagegen von diesen um Vieles schwächer berührt werden.

Die Nucleolen. Nach den bekannten Differentialfärbungen müssten wir den Nucleolus als eine Kernsubstanz betrachten, welche gegenüber dem Liningerüst, dem Chromatin und dem Kernsafte von besonderer Beschaffenheit ist. Doch lässt sich, wie das auch Flemming in seinem letzten Bericht folgerichtig betont, aus der Färbung allein noch keine scharfe Unterscheidung treffen, indem der Wechsel in der Reaktion auch der Mitbetheiligung eines Substrates der Nucleolarsubstanz zugeschrieben werden kann. Selbst Dichtigkeitsverschieden-

heiten zwischen Nucleolen und Gerüstsubstanz bezw. Chromatin dürften in Betracht kommen. In unseren Kenntnissen über die stoffliche Zusammensetzung der einzelnen Kernbestandtheile fußen wir eben jetzt noch auf zu unsicherem Boden und die Mikrochemie, von deren Seite allein eine endgültige Lösung der Frage zu erwarten stände, hat sich noch nicht aus den ersten Anfängen heraus entwickelt.

Nach morphologischen Begriffen stellt das Kernkörperchen der Nervenzelle ein rundliches, in Folge seines stärkeren Lichtbrechungsvermögens von der Umgebung ziemlich scharf abgesetztes Gebilde dar. Auch scheint ihm eine gewisse Formbeständigkeit eigen zu sein, wenigstens konnte ich an ihm derartige amöboide Bewegungen, wie sie verschiedentlich und in einwandsfreier Weise so z. B. von A. Brandt, Th. Eimer (19) und Anderen an den Kernkörperchen von Eiern beobachtet wurden, nicht entdecken.

Betreffs der Lage desselben im Kerne gelten keine festen Normen; denn neben genau central eingestellten, finden sich häufig auch excentrische, bei Astacus und Hirudo selbst wandständige Nucleolen.

Auffällig sind ferner die Beziehungen der Nucleolen zum Liningerüstwerk, dessen Centren sie gleichsam bilden. Von jedem Kernkörperchen geht nämlich ein eigenes Fasersystem aus; die einzelnen Systeme aber verbinden sich mit einander zur Gesammtheit des Kerngerüstes. Ob dabei die zum Nucleolus tretenden Lininfäserchen mit der Substanz desselben verschmelzen oder jener dem Vereinigungspunkt der Gerüstbälkchen nur aufgelagert ist, muss ich unentschieden lassen. Die Nucleolen erhalten sich hierin komplicirter als die Chromatinkörnchen, und die Möglichkeit, dass der intensiv färbbaren Substanz des Kernkörperchens ein eigenes stützendes Liningerüst zu Grunde liegt, ist nicht ausgeschlossen. Allerdings hebt sich das Kernkörperchen bei der Tinktion durch eine stärker färbbare Rindenzone ziemlich bestimmt ab.

Im Inneren der Nucleolen d. h. der größeren oder Hauptnucleolen sieht man an frischen, wie konservirten Objekten regelmäßig lichte, kreis- oder eirunde Stellen, über deren Bedeutung die Meinungen der Forscher sehr aus einander gehen. Die Mehrzahl derselben erkennt in ihnen wohl vacuoläre Bildungen, Andere wieder sprechen sie für festere von der übrigen Substanz des Nucleolus verschiedene Stoffanhäufungen an.

Besonders deutlich sind diese Vacuolen, wie ich die Gebilde vorläufig nennen will, in den Ganglienzellen der Gastropoden und erlangen hier, wenn sie in der Einzahl vorhanden, nicht selten eine derartige Ausdehnung, dass selbst die Masse des Nucleolus bis auf einen schmalen

Randstreifen verschwunden sein kann. Andere Nucleolen enthalten mehrere solche Vacuolen von verschiedener Größe und Form; im letzteren Falle ist dann häufig die größere central gelegene von mehreren kleineren in Form einer Rosette umgeben, nicht selten treffen wir auch in der Mitte des Kernkörperchens vier kleinere gleich große zu einer Tetrade vereinigt. Die Figuren 11*a*—*d* werden die thatsächlichen Verhältnisse besser illustriren, als es die Beschreibung vermag. Von einer Vacuolisirung der Nucleolarsubstanz in Folge von Reagenswirkung kann hierbei keine Rede sein, da die beschriebenen und gezeichneten Bildungen sowohl an frischem als auch an konservirtem Materiale gleich deutlich zur Ansicht kommen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auch eine Beobachtung mit anbringen, welche gerade für die Frage, in wie weit die Lichtungen im Nucleolus als mit Flüssigkeit erfüllte Hohlräume zu deuten sind, nicht ohne einigen Werth sein dürften. An ganz frischen, und wie ich aus den nachstehend geschilderten Erscheinungen auch zu schließen glaube, an noch überlebenden Ganglienzellen von Helix arbustorum bemerkte ich in einigen Fällen, dass die Lichtung im Inneren des Kernkörperchens nicht in ihrem vollen Umfange von der Nucleolarsubstanz umringt war, sondern durch eine schmale Öffnung, welche von jener freigelassen wurde, mit dem Kerninnenraume in Verbindung stand. Im Laufe der Untersuchung verengerte sich die genannte Öffnung zu meinem Erstaunen mehr und mehr und schloss sich endlich ganz; an ihre Stelle war Nucleolarsubstanz getreten. Leydig hat schon früher eine ähnliche Erscheinung für die Nervenzellen vom Krebse verzeichnet, doch konnte er den Verschluss der Öffnung nicht beobachten.

An ebenfalls ganz frischen Zellen von Limax agrestis konnte ich ferner unter meinen Augen die Abschnürung einer kleineren Vacuole aus einer größeren Hauptvacuole verfolgen. Der Vorgang verlief auf die Weise, dass vom Rande des Hohlraumes her zwei sich gegenüberliegende Hervorragungen der Nucleolarsubstanz erschienen, welche allmählich einander entgegenwuchsen und so schließlich die Abschnürung herbeiführten. Umgekehrt sah ich wieder an anderen Zellen dieses Thieres zwei oder mehrere kleinere Vacuolen zu einer größeren Höhlung zusammenfließen.

Die Zahl der Nucleolen in einem Nervenzellkern ist sehr verschieden. Die meisten derselben enthalten die Kerne der Gastropoden, besonders der Helixarten; hier kommen neben drei bis fünf größeren Hauptnucleolen mit einem oder mehreren Hohlräumen im Inneren, sehr zahlreiche ganz zerstreut liegende kleinere Nebennucleolen bis zur Größe

eines Chromatinkornes herab vor, denen Vacuolen ganz fehlen und die sich von Chromatinkörnchen nur durch die Färbung unterscheiden.

Der Kernkörperchenkreis: Bei Gelegenheit einer genaueren Untersuchung der Maulwurfsschnauze auf ihren Bau als Tastwerkzeug wurde Th. Eimer (16—23) hin und wieder, besonders an den Zellkernen des Rete Malpighi auf eine eigenthümliche Struktur aufmerksam. Um die Nucleolen dieser Zellkerne nämlich fand sich regelmäßig ein heller Hof, der auf seiner ganzen Oberfläche gegen den übrigen feingranulirten Kerninhalt durch einen Kreis oder besser eine Schale stärker hervortretender Körnchen abgesteckt wurde. Die gleiche Erscheinung konnte dann später durch Eimer in frischen, wie mit Reagentien behandelten Kernen von Ektoderm-, Sinnes- und Ganglienzellen einiger Trachymedusen (Aegineta, Carmarina) und Ctenophoren (Beroë), ferner in den Kiemenepithelien des Axolotl, in Bindegewebszellen, Zellen der glatten Muskulatur, kurz in den verschiedensten Zellen der verschiedensten Thiere nachgewiesen und so zu einer allgemeinen Eigenschaft des Zellkernes erhoben werden. Bei diesen Untersuchungen stellte sich nun heraus, dass das in Rede stehende Gebilde einen weit zusammengesetzteren Aufbau besitzt, als Anfangs vermuthet wurde. Durch den hellen Hof, welchen Eimer kurz Hyaloid nennt, senken sich nämlich von den Körnchen aus feine Fädchen in radiärer Richtung gegen den Hauptnucleolus oder einen diesen vertretenden Nebennucleolus und verschmelzen theilweise mit der Substanz desselben. Nur in selteneren Fällen ist das ganze System der Radiärfasern deutlich, wie denn überhaupt die Körnchenschale in ein und derselben Zellenart bei gleicher Behandlungs- und Untersuchungsweise bald schärfer, bald weniger charakteristisch ausgebildet sein kann. Im letzteren Falle sind dann die körnigen Elemente der Schale sehr fein und von gleicher Größe wie die Körnchen im peripheren Theile des Kerns, welche Eimer als die optischen Durchschnitte von netzartig im Kerne verzweigten Protoplasmafäden auffasst. Es lag nun der Gedanke nahe auch die »Komponenten« des Körnchenkreises von diesem Gesichtspunkte aus zu betrachten, und Eimer behält sich wohl auch die Möglichkeit vor, dass es sich hierbei vielleicht um optische Durchschnitte von rechtwinklig umbiegenden Radiärfasern handeln könne; im Großen und Ganzen lässt er aber die Frage nach der Bedeutung der Körnchenschale noch offen.

Da ich nun auch an dem von mir untersuchten Materiale häufig die von Eimer beschriebenen Gebilde zu Gesicht bekam, so war es mir von Interesse, den Gegenstand genauer zu verfolgen, zumal unsere Kenntnisse hierüber in letzter Zeit wenig oder gar nicht erweitert worden sind.

In recht typischer Gestaltung traf ich den Körnchenkreis in den Nervenzellen von Mollusken, besonders in denen von Muscheln, wo mitunter selbst das vollständige Strahlensystem mit den zugehörigen Körnchen entwickelt war; ja in einem Falle wollte es mir scheinen, als ob von dem einen Körnchen ein feines Fädchen peripheriewärts gegen die Kernmembran zöge. In Fig. 6 ist die betreffende Linie der Deutlichkeit wegen viel zu dick und bestimmt gezeichnet.

Weniger ausgeprägt und im Allgemeinen seltener finden wir die Körnchenschale in den sogenannten »bläschenförmigen« Kernen. Bei diesen hat der Kernsaft im ganz frischen Zustande so stark lichtbrechende Eigenschaften, dass dadurch für gewöhnlich die feineren Strukturen verdeckt werden. Erst mit dem allmählichen Absterben der Zelle tritt eine Änderung der Lichtbrechungsverhältnisse zu Gunsten der geformten Kernbestandtheile ein. Zunächst erscheinen die Körnchen, später dann einzelne Radiärfasern. Ein eigentliches Hyaloid kommt bei diesen Zellen überhaupt nicht zur Ausbilduug; wohl aber konnte ich dasselbe zuweilen recht schön in den Zellkernen bei Nacktschnecken (Fig. 24 bis 26) beobachten.

Die Entscheidung der Frage, als was jene Radiärfasern der Körnchenschale anzusprechen sind, dürfte, sobald wir die bei Besprechung des Kerngerüstes und der Beziehungen der Nucleolen zu letzterem geschilderten Verhältnisse näher ins Auge fassen, mit größeren Schwierigkeiten nicht verknüpft sein. Ohne Zweifel sind die vom Kernkörperchen ausgehende Lininstrahlung und das mit der Körnchenschale in Verbindung stehende Fasersystem gleichwerthige Bildungen.

Weit schwerer fällt die Beurtheilung der körnigen Elemente. Wie wir aus den Emer'schen Befunden ersehen — und ich kann das auch an meinen Untersuchungsobjekten bestätigen — treten uns jene in zwei Erscheinungsformen entgegen; als feinere, in Größe von den übrigen Granulationen des Kernes nicht abweichende und als größere Körnchen mit stärkerem Glanz. Erstere möchte ich, so weit die Untersuchungen an Nervenzellen eine derartige Verallgemeinerung zulassen, in Vergleich mit Chromatinkörnchen bringen; denn in konservirten und gefärbten Präparaten sah ich solche oft das Kernkörperchen in der bekannten regelmäßigen Gruppirung umgeben. In manchen Zellen waren die Körnchen, vermuthlich durch Reagenswirkung, ganz an den Nucleolus gerückt und scheinbar mit dessen Umrissen verklebt. Die andere Form zeigt schon am frischen Objekte nach Größe und Glanz überraschende Ähnlichkeiten mit Nucleolen. Noch mehr treten diese durch die Färbung hervor, indem jene Körperchen hierbei einen tieferen Ton annehmen als die Chromatinkörnchen. Nicht selten haben

sich auch die von dem Körperchen ausgehenden Radiärfasern etwas kräftiger mitgefärbt (Fig. 16—18). Periphere Ausstrahlungen der größeren Körnchen habe ich jedoch, ausgenommen den einen vorerwähnten Fall an frischen Nervenzellen von Anodonta, nicht feststellen können. Ich bin desshalb auch zu keinem sicheren Urtheil gekommen, in wie weit die Körnchen etwa als Verdickungen von besonders ausgebildeten und stärkeren Lininfasern zu deuten sind oder ob sie thatsächlich Nucleolen bezw. Nebennucleolen entsprechen, welche sich vielleicht vom Mutterkörper getrennt haben und »durch Wirkung centraler Lebensherde« in jener typischen, regelmäßigen Stellung verharren.

III. Kern und Plasma in ihren Beziehungen zu einander.

Die ersten Mittheilungen über Beziehungen von Nervenprimitivfibrillen zum Kern und Kernkörperchen stammen von Harless (39). Derselbe konnte in den Ganglienzellen des elektrischen Lappens von Torpedo feinste Fibrillen vom Kernkörperchen aus durch den Kern und Zellleib hindurch bis auf weite Strecken hin verfolgen; an anderen Zellen des Torpedogehirnes fand er dagegen diese Kernkörperchenfädchen nicht vor; hier entsprangen vielmehr die Nervenzellfortsätze direkt aus der Kernperipherie. Ähnliche Beobachtungen machten später auch Lieberkühn an Ganglienzellen des Frosches, Wagener (76) an solchen von Hirudo, Aulastomum, Limax und Limnaeus, dessgleichen auch Kölliker an Zellen aus dem Ganglion Gasseri vom Kalb und Arnold an den sympathischen Ganglienzellen vom Frosch. In den letzten Jahrzehnten wurden namentlich an den Nervenzellen wirbelloser Thiere von Solbrig (71), H. Schultze (69), Haller (36) und Eisig (24) Bestätigungen für das Vorkommen von Kern- und Kernkörperchenfortsätzen erbracht.

Besonders eingehend hat sich Mitte der sechziger Jahre Frommann (30, 31) mit dieser Frage beschäftigt, und zu wiederholten Malen konnten in Vorderhornzellen aus dem Rückenmark des Rindes, sowie in den Spinalzellen eines Kindes, welche er theils in frischem Zustande, theils nach vorausgegangener Behandlung mit salpetersaurem Silber untersuchte, das Eintreten einzelner Fibrillen aus dem Plasma in das Kerninnere wahrnehmen. Die Fäserchen endeten schließlich im Nucleolus.

Auch Eimer (23) vertritt noch in neuester Zeit, gestützt auf Thatsachen, welche er im Laufe seiner ausgedehnten Studien am Nervensystem verschiedener Thiere gewonnen hat, die Anschauung, dass nervöse Fibrillen in den Kern hinein und hier mit den Strukturelementen desselben in allerdings komplicirter Weise in Beziehung treten müssen, dass ferner der Kern als das Centrum für die Nerventhätigkeit anzusprechen ist, dem Plasma hingegen nur leitende Funktionen zukommen. Sonach bezeichnet Eimer den Kern auch anderer Zellen als den »Anreger und Leiter der Lebensvorgänge in der Zelle«.

Nach den Angaben in der Litteratur müssen wir also bezüglich der Verbindung von Nervenprimitivfibrillen mit Kernbestandtheilen drei Fälle unterscheiden.

1) Eintreten von Fibrillen der Nervenzellsubstanz in den Kern.

2) Kernkörperfortsätze. Dieselben durchdringen die Substanz des

Kernes und Plasmas ohne dabei Beziehungen mit den Strukturelementen derselben einzugehen. Obwohl ich das Vorhandensein solcher Gebilde mit Rücksicht auf die vielseitigen Bestätigungen hierüber keineswegs in Zweifel ziehen will, so war mir doch andererseits niemals Gelegenheit geboten, ihrer an den von mir untersuchten Nervenzellen ansichtig zu werden. Jedenfalls sind sie hier recht selten.

3) Kernfortsätze. Bei Beurtheilung derselben muss man ungemein vorsichtig sein, da gern durch Druck von Seiten des Deckglases oder durch Reagenswirkung Kunstprodukte entstehen, welche Fortsätze der Kerne vortäuschen können. Mit Vorliebe unterlaufen solche Täuschungen an Nervenzellen von Schnecken, wo die Kerne beim Zerzupfen leicht aus der Zellsubstanz frei gemacht und so allerlei Insulten ausgesetzt werden. Ganz einwandsfreie Kernfortsätze sind mir niemals zu Gesicht gekommen.

Wenn ich nun nach dem Vorausgegangenen meine eigenen Vorstellungen über den Zusammenhang von Kern und Plasma innerhalb der Nervenzelle entwickeln soll, so kann ich mich hierbei unter Berufung auf Abschnitt I und II der vorliegenden Arbeit ganz kurz fassen.

Aus den dort näher erörterten Befunden ersehen wir Folgendes: 1) Der Zellleib der Nervenzelle besteht aus varikösen Fibrillen, die sich im Umkreis des Kernes, bei Lumbricus schon im Ursprungstheil des Fortsatzes, unter Bildung zahlreicher Queranastomosen in ein Netzwerk auflösen. Die Varikositäten sind eine besondere Eigenschaft der Plasmafibrillen, da sie denjenigen des Achsencylinders fehlen oder doch nicht durch die Färbung nachzuweisen sind.

2) Das Kerngerüst der Nervenzelle stellt ein System feiner überall gleich dicker Fädchen dar, welche vom Nucleolus radiär ausstrahlen und innerhalb des Kernes sich netzartig verzweigen. Die Endbälkchen dieses Netzes gehen unmittelbar in die Substanz der Kernmembran über. Die Gerüstfäden sind Träger des Chromatins, welches immer in körniger Form vorhanden ist. Menge, Größe und Vertheilungsweise der Chromatinkörnchen, sowie die Maschenbreite des Fasernetzes ist je nach Thierart verschieden.

3) Die Kernmembran besitzt knötchenartige Verdickungen von gleicher Beschaffenheit, wie diejenigen der Plasmafibrillen. Diese Knötchen bilden die Vereinigungspunkte der sowohl vom Plasma, als auch vom Kerngerüst ausgehenden Endfäserchen. Auch bei den Mollusken, bei welchen eine knotige Struktur der Kernmembran nicht mit

Sicherheit festzustellen war, konnten am frischen Präparate ähnliche Verhältnisse dargelegt werden.

Auf Grund dieser Sätze nun möchte ich die Kernmembran der Nervenzellen bei Wirbellosen nicht als eine besondere gleichsam cuticulare Ausscheidung des Kernes ansehen, sondern sie auffassen als ein Verschmelzungsprodukt, von Kern- und Plasmabestandtheilen. Dann wäre die morphologische Grundlage für den Übergang bezüglich Zusammenhang von Kern- und Plasmagerüst in der Nervenzelle der Wirbellosen gegeben.

Litteraturverzeichnis.

1. R. Altmann, Die Elementarorganismen. Leipzig 1894.
2. A. Arndt, Untersuchungen über die Ganglienzellen des Sympathicus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X.
3. Derselbe, Untersuchungen über Spinalganglien. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XI.
4. J. Arnold, Über die feineren Verhältnisse der Ganglienzellen in dem Sympathicus des Frosches. Arch. f. path. Anatomie. Bd. XXXII. (1865).
5. Derselbe, Ein Beitrag zur feineren Struktur der Ganglienzellen. Arch. f. path. Anatomie. Bd. XLI. (67).
6. A. Bethe, Angaben über ein neues Verfahren der Methylenblaureaktion. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XLV.
7. Böhmig, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems einiger pulmonaten Gastropoden. Leipzig. Diss. 1883.
8. Buchholtz, Bemerkungen über den histologischen Bau des Centralnervensystems der Süßwasserschnecken. Müller's Archiv 1863.
9. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
10. Courvoisier, Beobachtungen über d. symp. Grenzstrang. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II.
11. Derselbe, Über die Zellen d. Spinalgangl. und d. Symp. des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV.
12. J. Dietl, Die Gewebselemente d. Centralnervensystems bei wirbellosen Thieren. Berichte des naturwissenschaftlichen Vereins zu Innsbruck. Bd. VII. Jahrgänge 76/78.
13. A. S. Dogiel, Zur Frage über den Bau der Nervenzellen etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI.
14. Ch. G. Ehrenberg, Beobachtung einer bisher unbekannten auffallenden Struktur des Seelenorgans bei Menschen und Thieren. Abhandl. d. k. Akademie d. Wiss. z. Berlin 1834.

15. P. Ehrlich, Über d. Methylenblaureaktion d. leb. Nervensubstanz. Autoref. im Biolog. Centralblatt. Bd. VI.
16. Th. Eimer, Die Schnauze d. Maulwurfs als Tastwerkzeug. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII.
17. Derselbe, Untersuchungen üb. d. Eier d. Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII.
18. Derselbe, Zur Kenntnis vom Bau des Zellkerns. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.
19. Derselbe, Über amöboide Bewegungen des Kernkörpers. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.
20. Derselbe, Zoologische Studien auf Capri I. Über Beroë ovatus. Leipzig 1873.
21. Derselbe, Die Medusen. Tübingen 1878. (p. 212—213.)
22. Derselbe, Weitere Nachrichten über den Bau des Zellkerns etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII.
23. Derselbe, Entstehung der Arten. Jena 1888.
24. Eisig, Die Capitelliden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 16. Monographie. Berlin 1887, citirt nach Retzius.
25. W. Flemming, Vom Bau der Spinalganglienzellen. Beiträge zur Anatomie und Embryologie. Festschrift für Henle. 1882.
26. Derselbe, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882.
27. Derselbe, Die Zelle. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Merkel und Bonnet. Bd. I, II, III.
28. M. Flesch, Mittheilungen der naturf. Gesellschaft. Bern 1887, cit. nach Lenhossék.
29. Freud, Über den Bau der Nervenfasern und Nervenzellen beim Flusskrebs. Sitzungsberichte der Akad. der Wissensch. in Wien 1882.
30. Frommann, Über die Färbung der Binde- u. Nervensubstanz d. Rückenmarks etc. Arch. f. path. Anat. Bd. XXXI.
31. Derselbe, Zur Struktur der Ganglienzellen der Vorderhörner. Arch. f. path. Anat. Bd. XXXII.
32. Derselbe, Zur Lehre von der Struktur der Zellen. Jen. Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. IX.
33. A. Gitiss, Beiträge zur vergleichenden Histologie der peripheren Ganglien. Diss. Bern 1887.
34. V. Häcker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI.
35. B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Nerven im Peritoneum von Doris tuberculata. Arbeit. aus d. Zool. Institut. Wien. Bd. V.
36. Derselbe, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. Morphol. Jahrbuch, Bd. XII.
37. Derselbe, Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arb. aus dem Zool. Institut. Wien. Bd. VIII.
38. Hannover, Recherches microscop. sur le syst. nerv. etc., cit. nach Solbrig.
39. Harless, Briefliche Mittheilung über die Ganglienkugeln etc. Müll. Arch. 1846.
40. M. Heidenhain, Über Kern und Protoplasma. Festschrift für Kölliker. 1892.
41. Helmholtz, De fabrica syst. nerv. evertebr. Diss. Breslau 1842, cit. nach Solbrig.
42. E. Hermann, Das Centralnervensystem v. Hirudo med. München 1875, cit. nach Vignal.
43. O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe etc. Jena 1892.
44. Key und Retzius, Studien über Anatomie des Nervensystems etc., cit. nach Flemming.

45. H. Koneff, Beiträge zur Kenntnis der Nervenzellen in den peripheren Ganglien. Diss. Bern 1886.

46. A. Kotlarewsky, Physiologische und mikrochemische Beiträge zur Kenntnis der Nervenzellen in den peripheren Ganglien. Diss. Bern 1877.

47. K. Krieger, Über das Centralnervensystem des Flusskrebses. Zeitschr. f. wiss Zool. Bd. XXXIII.

48. P. Kronthal, Histologisches von den großen Zellen in den Vorderhörnern. Neurolog. Centralbl. 1890. Bd. IX.

49. Lahousse, La cellule nerveuse et la névroglie. Anat. Anz. Bd. I.

50. M. v. Lenhossék, Untersuchungen über d. Spinalgangl. des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI.

51. Derselbe, Der feinere Bau des Nervensystems etc. Berlin 1895.

52. F. Leydig, Lehrbuch der Histologie der Menschen und der Thiere.

53. Derselbe, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883.

54. Derselbe, Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

55. F. Nansen, The structure and combination of the histological elements of the central nervous syst. Bergens Museum Aarsberetning for 1886. Auszug im Anat. Anzeiger. Bd. III.

56. F. Nissl, Über die Untersuchungen der Großhirnrinde. Tagebl. d. Naturforscher-versamml. Straßburg 1885.

57. Derselbe, Mittheilungen zur Anatomie der Nervenzelle. Allgem. Zeitschrift für Psychiatrie. Bd. L.

58. Derselbe, Über Rosin's neue Färbemethode etc. Neurolog. Centralblatt. Bd. XIII.

59. Derselbe, Über die sog. Granula der Nervenzellen. Neurol. Centralblatt. Bd. XIII.

60. F. de Quervain, Über die Veränderung des Centralnervensystem bei experimenteller Kachexia thyreopriva der Thiere. Arch. f. path. Anat. Bd. CXXXIII.

61. B. Rawitz, Das centrale Nervensystem der Acephalen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XX.

62. Derselbe, Über Attraktionssphären und Centrosoma etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV.

63. F. Reinke, Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII.

64. Remak, Observationes anatom. et microsc. system. etc. Diss. Berlin. 1838, cit. nach Solbrig.

65. Derselbe, Kurze Abhandlung über den Inhalt der Nervenröhren beim Flusskrebse. Müller's Arch. 1843. Neurologische Erläuterungen. Müller's Archiv. 1844.

66. G. Retzius, Biologische Untersuchungen. Neue Folge I. Stockholm.

67. E. Rohde, Histologische Untersuchungen über d. Nervensystem d. Polychäten. Zool. Beiträge. Herausgeg. von Schneider. Bd. II.

68. Derselbe, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem d. Hirudineen. Zool. Beiträge. Herausgeg. von Schneider. Bd. III.

69. H. Schultze, Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI.

70. M. Schultze, Allgemeines über die Strukturelemente des Nervensystems. Stricker's Handbuch d. Gewebelehre. 1870.

71. A. Solbrig, Über die feinere Struktur der Nervenelemente bei den Gastropoden. Leipzig 1872.

72. Stilling, Über den Bau der Nervenprimitivfaser und der Nervenzelle. 1856.

73. G. Schwalbe, Über den Bau der Spinalgangl. und des Symp. vom Frosch. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV.
74. Derselbe, Bemerkungen über die Kerne der Nervenzellen. Jen. Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. X.
75. W. Vignal, Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. Arch. de Zool. expér. et gén. II. Sér. Bd. I. (1883).
76. G. v. Wagener, Über den Zusammenhang des Kerns und Kernkörperchens der Ganglienzelle mit dem Nervenfaden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. VIII.
77. Waldeyer, Untersuchungen über den Ursprung und Verlauf des Achsencylinders, cit. nach Solbrig.
78. Walter, Mikroskopische Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Thiere. Bonn 1863.
79. Will, Vorläufige Mittheilung über die Struktur der Ganglien etc. Müll. Archiv.
80. Young, Recherches sur la structure intime et les fonctions du système nerveux etc. Arch. de Zool. expér. et gén. Bd. VII. (1878).

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVII.

Fig. 1. Nervenzelle aus einem Thorakalganglion von Astacus fluviatilis. Querschnitt. Methylenblau.

Fig. 2. Eine andere Zelle desselben Präparates im Längsschnitt.

Fig. 3. Nervenzelle aus dem Schwanzganglion von Astacus fluviatilis, frisch.

Fig. 4 u. 5. Nervenzellen aus dem Bauchganglienstrang von Lumbricus terrestris in verschiedener Höhe durchschnitten. Methylenblau.

Fig. 6. Nervenzelle aus dem Pedalganglion von Anodonta mutabilis, frisch. *p*, Pigment.

Fig. 7. Nervenzelle von Arion empiricorum. Eisenhämatoxylin.

Fig. 8—10. Nervenzellkerne von Arion empir. Eisenhämatoxylin. Bei Fig. 10 Kern ganz oberflächlich getroffen.

Fig. 11 *a—d*. Verschiedene Nucleolen aus Nervenzellkernen von Arion emp. Eisenhämatoxylin.

Fig. 12. Nervenzellkern von Helix pomatia. Eisenhämatoxylin.

Fig. 13. Nervenzellkern von Limnaeus stagnalis. Safranin.

Fig. 14. Nervenzelle von Limnaeus stagnalis. Safranin.

Fig. 15. Nervenzelle von Helix pom., frisch.

Fig. 16—18. Nervenzelle und Nervenzellkerne von Anodonta mutabilis. Hämatoxylin.

Fig. 19. Nervenzellkern von Astacus fluviatilis. Safranin.

Fig. 20—22. Nervenzellkerne von Lumbricus. Safranin.

Fig. 23. Nervenzellkern von Sepia officinalis.

Fig. 24—26. Nervenzellkerne von Arion emp. frisch, mit Hyaloid und Körnchenkreis.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1.

Fig. 2.

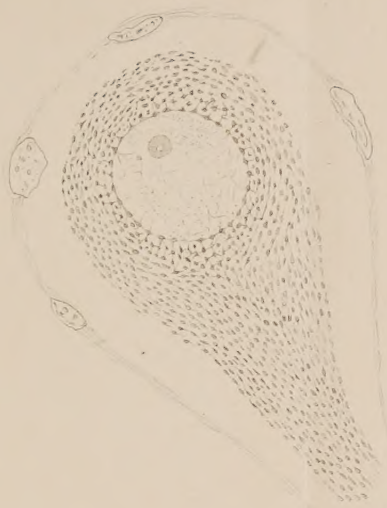

Fig. 3.

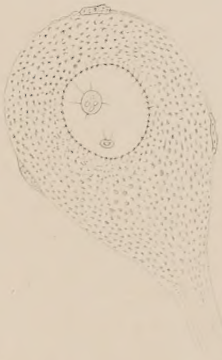

Fig. 4.

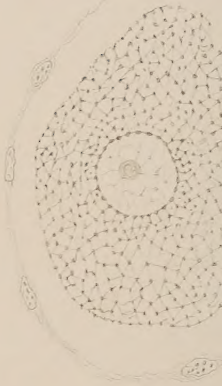

Fig. 7.

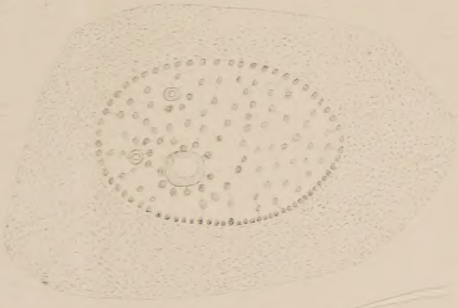

Fig. 8.

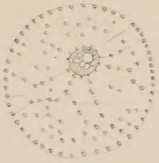

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

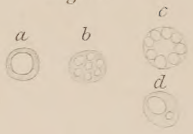

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 22.

Fig. 23.

Fig. 5.

Fig. 6.

12.

Fig. 13.

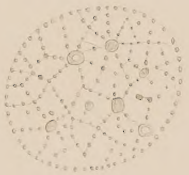

Fig. 14.

Fig. 25.

Fig. 24.

Fig. 26.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.